



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

CRISTIANNE SANTANA SANTOS

**Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e
plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.**

Moore (Bignoniaceae)

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2019

CRISTIANNE SANTANA SANTOS

**Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e
plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.
Moore (Bignoniaceae)**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe, como parte dos
requisitos exigidos para a obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Vinicius Meiado.

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2019

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE

S237m

Santos, Cristianne Santana

Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook, f, ex S. More (Bignoniaceae) / Cristianne Santana Santos ; orientador Marcos Vinicius Meiado. – São Cristóvão, 2019.
85 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)–
Universidade Federal de Sergipe, 2019.

1. Ecologia - Conservação. 2. *Tabebuia aurea*. 3. Sementes – Hidratação descontínua. 4. Sementes - Dessecação. 5. Bioquímica. 7. Plântulas. I. Meiado, Marcos Vinicius, orient. II. Título

CDU: 574:582.916.31

TERMO DE APROVAÇÃO

**Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e plântulas de
Tabebuia aurea (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae)**

por

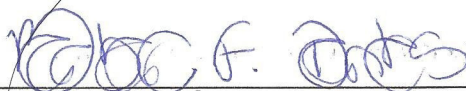
CRISTIANNE SANTANA SANTOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

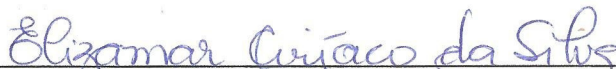
APROVADA pela banca examinadora composta por



PROF. DR. MARCOS VINICIUS MEIADO
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



PROF.ª DR.ª BÁRBARA FRANÇA DANTAS
EMBRAPA



PROF.ª DR.ª ELIZAMAR CIRÍACO DA SILVA
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 06 de fevereiro de 2019

À minha avó Delina (in memoriam)

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à minha família, de forma especial aos meus pais Bernadete e Gileno, e ao meu irmão Cristiano, que sempre me incentivaram, torceram, participaram e foram a base que me fortaleceu para que eu chegasse até aqui. Cada caminho que escolho trilhar é mais leve devido ao amor que recebo de vocês.

Ao meu “pai científico” Marcos Vinicius Meiado, que me permitiu estar e crescer no mundo das pesquisas. Obrigada por depositar sua confiança em mim, por semear novos aprendizados e pelo seu comprometimento com seus filhos científicos! Em meio ao ego e pressões do meio científico, só com uma orientação que nos forneça suporte é que conseguimos alcançar nossos objetivos.

Aos amigos do LAFISE (Laboratório de Fisiologia de Sementes) da Universidade Federal de Sergipe, pelos momentos incríveis nas coletas, nas discussões, no dia-a-dia de laboratório (Adelle, Ayslan, Bianca, Daiane, Franciele, Igor, Joana, Jaqueline, Laura, Paulo, Raphaela e Riclécia). Paulo, obrigada pela amizade, pelo bom humor matutino, por estar sempre presente quando precisei e por trazer leveza e risadas mesmo nos dias tensos. Raphaela, ainda não sei como te agradecer pela sua ajuda nas análises bioquímicas, por abdicar de dias com sua família para fazer uma maratona de pipetagem. Joana, Fran, Laura, Dai e Bianca, obrigada também pelas suas pausas da escrita da qualificação, da prova de cordados e da reunião para ajudar na bioquímica. Adelle e Igor, obrigada pela ajuda na coleta lá no início de tudo, éramos nós, o sol de Canindé, umas sementes voadoras e a amizade que nos fazia rir nessas horas. Katiane, Riclécia, Lilian e Amanda que, mesmo de longe, sempre estavam me apoiando.

Aos professores, funcionários, em especial à Juliana Cordeiro, a secretaria que está sempre nos socorrendo, e à turma mais linda do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPEC/UFS): Adryanne, Ayslan, Carol, Elisa, Flávia, Hosana,

Josy, Léo e Milena, sem vocês o meu mestrado não teria sido tão incrível. As amizades que tive ao meu lado na pós-graduação são tão lindas e raras que fica até difícil de traduzi-las em palavras. Vou sempre me lembrar de cada um e de cada história que vivemos com um enorme sorriso no rosto.

Às professoras Bárbara França Dantas e Elizamar Ciríaco da Silva, por aceitarem compor minha banca de dissertação do mestrado, pelas contribuições e sugestões, as quais eu tentarei atender na versão definitiva do texto.

Aos professores, funcionários e colegas do Departamento de Biociências (DBCI/UFS), em especial à professora Célia Siqueira, pelo direcionamento das análises bioquímicas e suporte técnico para a realização. A técnica Michelle Fraga por ter estado sempre disposta a me ajudar com as soluções e materiais para a realização dos experimentos, meus agradecimentos.

Amigo, para mim, é só isto: é a pessoa com quem a gente gosta de conversar, do igual o igual, desarmado. O de que um tira prazer de estar próximo. Só isto, quase; e os todos sacrifícios. Ou, amigo, é que a gente seja, mas sem precisar de saber o porquê é que é (Guimarães Rosa). As minhas amigas que sempre estiveram ao meu lado, Aline, Antônia, Flaviane, Gabriela, Karla, Lidiane e Paula, meu muito obrigada pela torcida, por todo apoio e por entenderem a distância!

Por fim, à Fapitec (Fundação de Apoio à Pesquisa e à Inovação Tecnológica do Estado de Sergipe), pelo financiamento do projeto “Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae)” e a Universidade Federal de Sergipe, pela disponibilidade do espaço físico e de transporte para a realização deste trabalho.

***“O Homem nasceu para aprender,
aprender tanto quanto a vida lhe permita.”***

(Guimarães Rosa)

RESUMO – A tolerância à dessecação em sementes e plântulas é um aspecto importante para o uso de espécies na regeneração ecológica, principalmente das Florestas Tropicais Secas. Sendo assim, no presente trabalho, foram analisados os limites, aspectos fisiológicos e a relação da hidratação descontínua na tolerância à dessecação (TD) em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea*. Primeiramente, foram analisados o grau de TD das sementes e a resposta dessas a dessecação lenta e rápida em diferentes teores de água (0, 0.75, 1.5, 2.25 e 3%) do teor de água das sementes recém-coletadas), além da influência da hidratação descontínua na TD de sementes de *T. aurea* que foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) em três tempos de hidratação ($\frac{1}{2}$ do tempo da primeira fase de embebição e $\frac{1}{4}$ e $\frac{3}{4}$ da segunda fase da embebição). Já durante o desenvolvimento, foi avaliada a capacidade das plântulas de tolerarem a dessecação em três diferentes tamanhos de radícula (0 a 2, 2 a 5 e 5 a 10 mm). Além disso, também foi realizada a quantificação de açúcares redutores e de proteínas totais em todos os tratamentos avaliados. As sementes e plântulas de *T. aurea* apresentaram uma alta TD, nos dois tipos de dessecação avaliados, sendo observado um aumento no conteúdo de açúcares redutores com a diminuição do teor de água, nas sementes, bem como uma redução do conteúdo desses açúcares nas plântulas. A hidratação descontínua não promoveu um aumento da TD das sementes da espécie estudada. Contudo, ao passarem pelos ciclos de HD, foi observado um aumento do conteúdo de proteínas nas sementes submetidas à dessecação rápida. Pode-se concluir que a alta TD apresentada pelas sementes e plântulas de *T. aurea* com radículas de até 10 mm está relacionada as alterações nos mecanismos bioquímicos importantes na manutenção desta tolerância e que podem ser promovidas pela hidratação descontínua.

Palavras-chave: Tipos de dessecação, hidratação descontínua, análises bioquímicas.

ABSTRACT – The desiccation tolerance in seeds and seedlings is an important aspect for the use of species in the ecological regeneration, mainly of the Dry Tropical Forests. Therefore, in the present work, the limits, physiological aspects and the relationship of the discontinuous hydration in the desiccation tolerance (TD) in *Tabebuia aurea* seeds and seedlings were analyzed. Firstly, the degree of TD of the seeds and the response of the slow and rapid desiccation in different water contents (0, 0.75, 1.5, 2.25 and 3%) of the freshly collected seeds were analyzed, besides the influence of the discontinuous hydration in TD of *T. aurea* seeds that were submitted to 0, 1, 2 and 3 cycles of hydration and dehydration (HD cycles) in three hydration times ($\frac{1}{2}$ of the time of the first soaking phase and $\frac{1}{4}$ and $\frac{3}{4}$ of the second stage of imbibition). Already during the development, the ability of the seedlings to tolerate desiccation in three different radicle sizes (0 to 2, 2 to 5 and 5 to 10 mm) was evaluated. In addition, it was also carried out the quantification of reducing sugars and total proteins in all evaluated treatments. The seeds and seedlings of *T. aurea* showed a high TD, in the two types of desiccation evaluated, being observed an increase in the content of reducing sugars with the decrease of the water content in the seeds, as well as a reduction of the content of these sugars in the seedlings. Discontinuous hydration did not promote TD increase of the seeds of the species studied. However, when they passed HD cycles, an increase in the protein content was observed in the seeds submitted to rapid desiccation. It can be concluded that the high TD presented by the seeds and seedlings of *T. aurea* with radicles up to 10 mm is related to the alterations in the biochemical mechanisms important in the maintenance of this tolerance and that can be promoted by the discontinuous hydration.

Keywords: Desiccation types, discontinuous hydration, biochemical analyzes.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Curvas de dessecação rápida (sílica) e lenta (estufa) das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).....**71**
- Figura 2.** Curva de embebição (A) e de desidratação (B) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).....**72**
- Figura 3.** Germinabilidade (G – %) e T₅₀ (dias) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a 0, 0.75, 1.5, 2.25 e 3% do teor de água na dessecação rápida e lenta.....**73**
- Figura 4.** Germinabilidade (%) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....**74**
- Figura 5.** T₅₀ (dias) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....**75**

Figura 6. (A) Germinabilidade (%) e (B) T₅₀ (dias) das plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radícula e submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....**76**

Figura 7. Retomada do crescimento (A) crescimento de raízes adventícias; (B) formação de nova radícula, (C) emissão do cotilédone das plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radícula submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....**77**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação e do teor de água (%) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à dessecação lenta e rápida.....**78**

Tabela 2. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação, do tempo de hidratação e do número de ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) lenta e rápida.....**79**

Tabela 3. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação e do tamanho da radícula (mm) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) lenta e rápida.....**81**

Tabela 4. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) dos embriões de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a 0, 0.75, 1.5, 2.25 e 3% do teor de água na dessecação rápida e lenta.....82

Tabela 5. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....83

Tabela 6. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nas plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radícula e submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.....85

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	15
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	16
<i>a. Evolução da tolerância à dessecação nas plantas.....</i>	<i>16</i>
<i>b. Tolerância à dessecação em sementes e plântulas.....</i>	<i>17</i>
<i>c. Mecanismos bioquímicos da tolerância à dessecação.....</i>	<i>20</i>
<i>d. A hidratação descontínua e a memória hídrica de sementes.....</i>	<i>24</i>
<i>e. Espécie estudada.....</i>	<i>25</i>
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28
ARTIGO (Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e plântulas de <i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).....	40
<i>a. Resumo</i>	<i>42</i>
<i>b. Introdução</i>	<i>43</i>
<i>c. Material e Métodos.....</i>	<i>46</i>
<i>d. Resultados</i>	<i>51</i>
<i>e. Discussão</i>	<i>55</i>
<i>f. Conclusão</i>	<i>61</i>
<i>g. Referências Bibliográficas</i>	<i>63</i>

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação de mestrado traz uma análise dos limites, dos aspectos fisiológicos e da relação da hidratação descontínua com a tolerância à dessecação em sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae). A habilidade das sementes e plântulas de sobreviverem à dessecação é um aspecto importante para o uso dessas espécies na regeneração ecológica, principalmente nas Florestas Tropicais Secas. Sendo assim, entender os aspectos ecofisiológicos envolvidos na tolerância à dessecação em diferentes espécies possibilita a criação de modelos de predição que facilitam a determinação do grau de tolerância e que são instrumentos decisivos em programas de restauração.

No presente trabalho foi proposta a avaliação da tolerância à dessecação de sementes e plântulas de *T. aurea*. Primeiramente foram analisados o grau de tolerância das sementes de *T. aurea* ao dessecamento e a resposta dessas a dessecação lenta e rápida, além da influência da hidratação descontínua na tolerância à dessecação das sementes. Para tanto, foram estabelecidas curvas de embebição, dessecação e desidratação das sementes estudadas, a fim de determinar as porcentagens de dessecação e os tempos de hidratação e desidratação utilizados na hidratação descontínua das sementes. Já durante o desenvolvimento, foi avaliada a capacidade das plântulas da referida espécie de tolerarem a dessecação e como a taxa de dessecação afetaria essa tolerância. Para isso, após a germinação, as plântulas foram separadas de acordo com o tamanho da radícula e submetidas à dessecação rápida e lenta e, posteriormente, recolocadas para retomarem o crescimento. Por fim, foram realizadas análises bioquímicas para quantificação de açúcares redutores e proteínas totais em todos os tratamentos avaliados.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

a. Evolução da tolerância à dessecação nas plantas

Uma das hipóteses para o surgimento da tolerância à dessecação em plantas é que esta tenha ocorrido durante a transição das formas de vida do meio aquático para o meio terrestre (Dickie & Pritchard, 2002; Jönsson & Järemo, 2003). Ao passo que adentravam no meio terrestre, as plantas se depararam com o problema da perda de água para o ambiente. Nessa transição, o funcionamento das células tinha que suportar a dessecação. Sendo assim, as espécies que toleravam a dessecação se estabeleceram lentamente nesse novo ecossistema complexo (Alpert, 2006).

A tolerância à dessecação é definida como a habilidade dos organismos manterem-se abaixo de 0,1 g de H₂O do seu peso fresco e sofrer reidratação sem danos para as células (Alpert, 2005; Oliver *et al.*, 2005). Organismos tolerantes à dessecação não evitam a perda de água, mas utilizam mecanismos de proteção e redução do metabolismo para evitar danos letais (Alpert, 2005; Farrant *et al.*, 2007). Para esses organismos, a passagem por ciclos de desidratação e reidratação foi crucial para a formação e o funcionamento das células (Alpert, 2006).

A tolerância à dessecação, inicialmente, ela esteve presente nas algas clorofiladas, os percussores basais das plantas terrestres. Nas briófitas, é comum a presença da tolerância à dessecação nas partes vegetativas (Proctor, 1990; Proctor & Pence, 2002; Proctor *et al.*, 2007). No entanto, essa tolerância é incomum em pteridófitas (Proctor, 1990), sendo que, nas gimnospermas, a tolerância à dessecação só está presente no pólen e nas sementes (Wilson *et al.*, 1979; Oliver *et al.*, 2000). Por sua vez, nas angiospermas, a tolerância à dessecação é rara nos brotos e raízes, porém, comum em sementes e grãos pólen (Verdier *et al.*, 2013).

Durante o processo evolutivo, o surgimento de raízes e caules solucionaria o problema do transporte de água, sendo a causa da perda de tolerância à dessecação nas partes vegetativas de algumas espécies de plantas (Dickie & Prichard, 2002; Oliver *et al.*, 2005). A tolerância à dessecação permaneceu como uma das habilidades adaptativas mais importantes das sementes, principalmente das que ocupam ambientes sazonais e com baixa pluviosidade (Dickie & Pritchard, 2002).

b. Tolerância à dessecação em sementes e plântulas

Dentre suas propriedades, as moléculas de água são usadas com meio básico para reações bioquímicas que contribuem para o funcionamento ótimo dos componentes celulares, sendo a água o recurso mais abundante e limitante para a vida das plantas, definindo a distribuição das espécies sobre a superfície da terra (Pimenta, 2004). Na formação da semente, a água apresenta um papel essencial durante todo processo, atuando na expansão e divisão celular e no transporte dos fotoassimilados que farão parte dos tecidos de reserva das sementes e que serão acumulados para serem utilizados durante o processo germinativo (Barbedo & Marcos Filho, 1998; Cardoso, 2008).

O desenvolvimento das sementes das angiospermas passa por três fases: a histodiferenciação ou embriogênese, a maturação e a dessecação (Cardoso, 2008; Bewley *et al.*, 2013). A primeira fase é caracterizada pela divisão celular, aumento do peso fresco e do conteúdo de água da semente. Nessa fase inicial, também ocorre a formação do embrião através de divisões mitóticas e diferenciação celular do zigoto. Por sua vez, o crescimento das sementes ocorre na segunda fase, através da expansão celular e dos depósitos de carboidratos, proteínas e lipídeos nos tecidos de reserva do embrião (Castro *et al.*, 2004; Cardoso, 2008). Em sequência à fase de maturação, há um aumento acentuado da perda de água, redução do metabolismo e separação da conexão

vascular entre a semente e a planta mãe, sendo essas as principais características da fase de dessecação (Castro *et al.*, 2004; Cardoso, 2008).

A fase da dessecação caracteriza-se como um evento fisiologicamente importante para as sementes, pois permite que estas tolerem condições de déficit hídrico no solo após a sua dispersão (Fenner & Thompson, 2005; Cardoso, 2008). A maioria das sementes das espécies de angiospermas modernas que passa pela terceira fase do desenvolvimento e tolera um baixo conteúdo de água é conhecida como ortodoxa (Roberts, 1973; Fenner & Thompson, 2005; Cardoso, 2008). Em contraste a estas, as sementes recalcitrantes necessitam manter um alto conteúdo hídrico para manter sua viabilidade, pois são intolerantes à dessecação (Roberts, 1973; Murdoch & Ellis, 2000; Cardoso, 2008). Além disso, existem as sementes intermediárias, que apresentam um comportamento intermediário aos dois tipos supracitados (Ellis *et al.*, 1991).

A capacidade das sementes de tolerarem a dessecação faz com que estas suportem o déficit hídrico no solo até encontrem as condições favoráveis para a germinação, sendo assim, essa tolerância se caracteriza como um mecanismo de defesa (Pereira *et al.*, 2012). No entanto, a taxa de dessecação pode afetar a sobrevivência dos organismos que toleram a dessecação (Hong *et al.*, 1996). Uma dessecação rápida pode não possibilitar o tempo necessário para a indução dos mecanismos fisiológicos importantes para a minimização dos danos causados pela perda de água (Clegg, 2005). Por outro lado, a dessecação lenta prolonga o tempo que a semente se encontra com um baixo teor de água e com o metabolismo reduzido, o que pode ser fisiologicamente prejudicial (Proctor, 1990; Walters *et al.*, 2005).

A tolerância à dessecação permite que as sementes ortodoxas continuem viáveis por um longo período de tempo, em um estágio de latência, além de permitir que germinem em condições favoráveis às repostas aos sinais endógenos ou exógenos

(Finkelstein *et al.*, 2008). Essa combinação entre a tolerância à dessecação e a latência resulta na otimização do estabelecimento das plântulas, além de aumentar as chances de sobrevivência das plantas frente às mudanças climáticas (Waterworth *et al.*, 2015). Além disso, essa relação também permite a formação de bancos de sementes no solo e dispersão para longe da planta mãe, podendo, assim, diminuir a competição e aumentar as chances de colonização de novos habitats. Isso só é possível devido à capacidade das sementes de sobreviver durante a fase de dessecação (Franchi *et al.*, 2011).

A aquisição da tolerância à dessecação no final da fase de maturação, geralmente, é perdida após a germinação (Bewley *et al.*, 2013). Durante o processo germinativo, com a intensificação do metabolismo das sementes, os mecanismos que conferem as sementes a tolerância à dessecação são desativados (Castro *et al.*, 2017; Dekkers *et al.*, 2015). Sendo assim, uma das explicações para as plântulas de algumas espécies não tolerarem à perda de água durante seu desenvolvimento. No entanto, as diferentes espécies de plantas produzem sementes que apresentam comportamento diferenciado no que se refere à dessecação (Masseto *et al.*, 2008). Enquanto algumas espécies são intolerantes à dessecação com a protrusão da radícula, as plântulas de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae) perdem a tolerância à dessecação quando as radículas atingem 2 mm de comprimento (Masseto *et al.*, 2014).

No final da fase de maturação são produzidas proteínas, enzimas e carboidratos importantes para a resposta à desidratação. As proteínas LEA (*Late Embryogenesis Abundant Proteins*, traduzido em português para Proteínas Abundantes da Embriogênese Tardia) protegem as membranas celulares, agindo como uma solução tampão, participando do sequestro de íons e renaturando proteínas desnaturadas (Tunnacliffe & Wise, 2007, Cardoso, 2008). Já os açúcares livres ocupam o lugar das moléculas de água na célula, juntamente com as proteínas LEA, impedindo a

desintegração das membranas (Vicare *et al.*, 2004). Além disso, o metabolismo é reduzido, minimizando a produção de espécies reativas de oxigênio que podem prejudicar o funcionamento fisiológico das células dessecadas (Pammenter & Berjak, 1999).

c. Mecanismos bioquímicos da tolerância à dessecação

O desenvolvimento das plantas e as respostas aos estresses ambientais têm como um dos hormônios vegetais reguladores o ácido abscísico (ABA) (Alpert, 2005; Cutler *et al.*, 2010). Nas etapas do desenvolvimento das sementes, o acúmulo de reservas, a dormência e a tolerância à dessecação são controlados pelo ABA (Kermode & Find-Savage, 2002). Um decréscimo na concentração de ABA endógeno ocorre na terceira fase de formação da semente, a fase de dessecação, levando a valores baixos desse hormônio em sementes maduras, além da diminuição da resposta do embrião ao ABA. Além disso, o ABA também é importante durante o processo de supressão da germinação, até que a dormência seja estabelecida (Cardoso, 2008).

O ABA também pode influenciar a produção das proteínas LEA e de outro grupo de proteínas, chamadas proteínas do choque térmico, que conferem proteção através da estabilização de componentes celulares, evitando, assim, os danos causados pela dessecação. Quando aplicado de forma exógena, esse hormônio confere tolerância à dessecação em mutantes ABA-deficientes (Cardoso, 2008).

Alterações nas transcrições dos genes são resultados das respostas ao ABA nos tecidos que sofrem dessecação. Durante a dessecação, o ABA acumula-se em tecidos de algumas espécies de plantas, como *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) (Harb *et al.*, 2010), *Craterostigma plantagineum* Hochst. (Linderniaceae) (Bartels, 2005) e *Sporobolus stapfianus* Gandoger (Poaceae) (Whittaker *et al.*, 2001). Dentre as

suas funções, esse hormônio pode induzir a codificação de genes que são responsáveis pela transcrição das enzimas que neutralizam as espécies reativas de oxigênio e as enzimas envolvidas na sinalização de fosfolipídios, como também enzimas envolvidas na metabolização de solutos presentes na célula (Cutler *et al.*, 2010).

A interação entre o ABA e o etileno é de extrema importância para tolerância à dessecação e para regulação da germinação. O etileno sofre um feedback negativo com a acumulação do ABA (Hung *et al.*, 2011). Segundo Kucera *et al.* (2005), o etileno não só atua na redução dos níveis de ABA, como também regula, negativamente, sua sinalização. Nas sementes que perdem a dormência, o etileno inibe o efeito do ABA, promovendo a germinação (Arc *et al.*, 2013). Outra função do etileno é que este modula resposta do estresse pelo déficit hídrico, sendo, assim, antagônico ao ABA em resposta ao estresse (Hung *et al.*, 2011).

Durante o desenvolvimento da semente, o ABA também induz a expressão dos genes que codificam as proteínas LEA (Dalal *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2011). Proteínas LEA são hidrofílicas e adquirem uma estrutura tridimensional específica durante a dessecação (Bies-Ethève *et al.*, 2008). Dentre as suas funções, tem-se a de antioxidante e de estabilização de membrana durante o déficit hídrico, prevenindo, assim, o colapso das membranas devido à baixa disponibilidade de água nas células (Tunnacliffe & Wise, 2007).

Devido à sua alta flexibilidade e sua similaridade com outras proteínas já conhecidas, o entendimento sobre a atividade e os mecanismos das proteínas LEA foi dificultado (Tunnacliffe & Wise, 2007; Battaglia *et al.*, 2008; Shih *et al.*, 2008). Sendo assim, por um bom tempo, essas proteínas foram um enigma para o meio científico. A associação destas ao estresse hídrico possibilitou a mudança desse cenário, devido à

busca pela compreensão do seu papel na tolerância à dessecação, possibilitando o aumento de estudos sobre sua transcrição (Battaglia & Covarrubias, 2013).

As proteínas LEA estão localizadas, principalmente, no citoplasma e no núcleo celular (Roberts, 1993). São proteínas originalmente descobertas nos estágios finais do desenvolvimento embrionário (Dure *et al.*, 1981; Galau *et al.*, 1986), sendo que altas concentrações dessas proteínas coincidem com a aquisição da tolerância à dessecação (Close, 1996). A hidrofília e a alta proporção de aminoácidos carregados são características das proteínas LEA que contribuem para a estabilidade destas ao calor (Oliveira *et al.*, 2007). Durante a dessecação, as proteínas LEA fornecem uma camada de seus resíduos hidrolisados que protegem a superfície de outras proteínas (Cuming, 1999; Tunnacliffe & Wise, 2007; Shih *et al.*, 2008; Tunnacliffe *et al.*, 2010).

Apesar de boa parte dos genes das proteínas LEA terem sido identificados em sementes ortodoxas, essas proteínas também podem ocorrer em sementes recalcitrantes (Gee *et al.*, 1994; Farrant *et al.*, 1996; Kermode, 1997). Nas sementes recalcitrantes, a presença destas proteínas pode estar relacionada a um pequeno aumento da tolerância à desidratação e ao frio (Kermode, 1997). A síntese do RNA mensageiro inicia-se no começo da fase de dessecação e diminui de forma gradual durante a embebição. Determinados grupos dessas proteínas podem ser expressos pelo estresse hídrico, o que indica a participação dessas proteínas após a germinação (Cardoso, 2008).

São reconhecidos sete grupos distintos de proteínas LEA (LEA1-LEA7). A maioria desses grupos de proteínas é classificada como hidrofilinas. As hidrofilinas são definidas como aquelas proteínas que apresentam um alto índice de hidrofiliidade (afinidade por água) e um alto conteúdo de aminoácidos carregados como, por exemplo, a glicina, bem como outros aminoácidos pequenos em sua constituição, como a alanina, serina e treonina (Garay-Arroyo *et al.*, 2000; Cuevas-Velázquez & Covarrubias-Robles,

2011). As proteínas do grupo 5 não são classificadas como hidrofílicas, devido a sua estrutura e natureza mais hidrofóbica (Battaglia *et al.*, 2008).

Vários estudos demonstraram que as proteínas LEA apresentam um papel importante na tolerância ao estresse. Os grupos 2, 3 e 4 são importantes para impedir a inativação de enzimas envolvidas na respiração celular e no metabolismo de carboidratos como a malato desidrogenase (MDH) e a lactato desidrogenase (LDH) em diferentes níveis da desidratação (Goyal *et al.*, 2005; Reyes *et al.*, 2008). A ligação ou substituição da água nas células sobre dessecação é uma das prováveis funções dos grupos 1 e 6 das proteínas LEA (Wise & Tunnacliffe, 2004). Além disso, as proteínas do grupo 7 se encontram ligadas ao DNA, protegendo-o contra os danos causados pela desidratação (Maskin *et al.*, 2007; Hara *et al.*, 2009).

Alguns estudos relataram que a presença de açúcares pode aumentar o efeito protetor das proteínas LEA durante a dessecação (Wolkers *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2010). A rafinose pertence ao grupo dos oligossacarídeos e tem participação em importantes funções celulares como, por exemplo, a sinalização de moléculas e antioxidantes em resposta ao estresse (Elsayed *et al.*, 2014). A glicose e a trealose podem substituir a água em sistemas artificiais de membrana (Crowe *et al.*, 1984), sendo que a trealose ocorre em muitos organismos tolerantes à dessecação (Crowe *et al.*, 1986). Tem sido proposto que os açúcares não redutores também atuam na redução dos açúcares redutores (Kigel e Galili, 1995), sendo que os últimos aparecem em maior quantidade em eixos embrionários de sementes sensíveis à dessecação (Koster, 1991).

Os organismos tolerantes à dessecação, geralmente, apresentam um pequeno tamanho e são raros. Essas características são resultado de uma restrição física das células para suportarem os danos promovidos pela perda de água (Alpert & Oliver, 2002). Em concomitância aos aspectos morfológicos e ecológicos, as limitações da

tolerância podem estar relacionadas aos limites fisiológicos (Alpert, 2005). Portanto, compreender os limites da tolerância à dessecação permite ampliar as fronteiras do conhecimento científico sobre o estudo desse assunto. Além disso, estudos nessa temática dão suporte nas pesquisas que visam introduzir genes relacionados à tolerância à dessecação em espécies sensíveis à perda de água (Crowe *et al.*, 2005).

d. A hidratação descontínua e a memória hídrica de sementes

A disponibilidade de água no ambiente é o fator abiótico mais importante que influencia a ocorrência de plantas nos ecossistemas áridos e semiáridos em todo mundo (Meiado *et al.*, 2012). A sazonalidade do clima gera um estresse nas plantas desses ecossistemas, as quais respondem com mudanças ecofisiológicas, demonstrando como a água pode afetar a produtividade e desenvolvimento das mesmas. A germinação, o crescimento, o recrutamento e a produção de flores e frutos são afetados diretamente pela variação da precipitação (Araújo *et al.*, 2007; Figuerôa *et al.*, 2008).

No Brasil, esses ambientes semiáridos são representados pelos ecossistemas da Caatinga, um conjunto de formações vegetacionais que ocorrem, majoritariamente, na região Nordeste do país. As sementes de muitas espécies da Caatinga são dispersas e acabam germinando nas camadas mais superficiais do solo (Meiado *et al.*, 2012). No entanto, devido à rápida evaporação da água na superfície do solo, as sementes embebem por um curto período de tempo (Meiado, 2013). Dessa forma, a embebição das sementes nas regiões áridas e semiáridas pode não ser contínua, ocorrendo ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) antes da germinação (Dubrovsky, 1996; 1998). Essa hidratação descontínua e a disponibilidade de água por intervalos de tempo diferenciados em ecossistemas áridos e semiáridos exercem um papel importante na

persistência e na dinâmica das plantas nesses ambientes (Tobe *et al.*, 2001; Ren & Tao, 2003; Meiado, 2013).

Um alto índice de sobrevivência durante a dessecação e um aumento significativo na germinabilidade e na velocidade média de germinação promovidos por uma hidratação descontínua podem ser indícios de uma memória hídrica resultante dos processos de embebição prévios (Dubrovsky, 1996). Também já foi observado um maior desenvolvimento de radículas e de parte aérea de plântulas, relacionando essas características às técnicas de hidratação/desidratação de sementes. Dessa forma, a hidratação descontínua pode promover a produção de plântulas mais vigorosas, as quais se estabelecerão de forma mais rápida no ambiente (Rito *et al.*, 2009; Meiado, 2013).

e. Espécie estudada

Tabebuia aurea (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore pertencente à família Bignoniaceae, é uma espécie arbórea que apresenta uma ampla distribuição no Brasil e uma grande importância para a restauração de matas ciliares (Lorenzi, 2008; Soares & Oliveira, 2009). Essa espécie é conhecida popularmente como craibeira, caraiibeira, carnaúba-do-campo, caroba-do-campo, ipê-amarelo, ipê-do-cerrado ou paratudo e ocorre na Caatinga, nas margens de rios temporários, em áreas do semiárido do Nordeste brasileiro. Compõe também a flora dos Cerrados e Cerradões do Pantanal mato-grossense, em formações vegetacionais conhecidas como Paratudais (Almeida *et al.*, 1998). Devido à atração de abelhas e ao suporte para os ninhos proporcionados pela espécie em questão, essa árvore também apresenta grande importância para animais nativos dos ecossistemas onde ela ocorre (Silva & Queiroz, 2003; Lorenzi, 2008).

Suas flores vistosas e extremamente amarelas chamam a atenção para a beleza cênica da espécie, sendo esta muito utilizada para fins ornamentais e na arborização de

ruas e praças (Carvalho, 2003; Lorenzi, 2008). Os frutos são do tipo folículo e as sementes são dotadas de alas e apresentam dispersão anemocórica. A espécie em questão apresenta tronco tortuoso, folhas compostas, com filotaxia opostas e consistência subcoriácea (Lorenzi, 2008). Sua madeira tem valor econômico, sendo utilizada na marcenaria e na construção civil (Almeida *et al.*, 1998), além de ser uma espécie indicada na medicina popular e utilizada no reflorestamento de áreas com baixa pluviosidade (Lorenzi, 2008).

Uma grande quantidade de sementes é produzida pelas espécies do gênero *Tabebuia* Gomes ex DC. Essas sementes exibem expansões aliformes alvas, fibrosas e assimétricas (Oliveira *et al.*, 2006). As sementes do gênero em questão apresentam uma curta viabilidade. A causa dessa curta viabilidade pode estar relacionada ao maior teor de lipídeos na composição química das sementes. Os lipídeos apresentam maior instabilidade química, sendo que as sementes que apresentam mais lipídeos na sua composição sofrem deterioração mais rápida do que as sementes que são amiláceas ou proteicas (Harrington, 1972). Segundo Kageyama & Marques (1981), sementes desse gênero não apresentam características morfofisiológicas que lhes confirmem longevidade.

Assim, sementes de *T. aurea* também apresentam baixa longevidade (Cabral *et al.*, 2003). De acordo com Cabral *et al.* (2003), o tipo de embalagem utilizada para o armazenamento influencia diretamente o tempo que a semente permanece viável. Além disso, essa espécie produz semente com fotoblastismo neutro e a germinação ocorre entre as temperaturas de 20 e 40°C. No entanto, apesar de permanecerem viáveis por um curto período de tempo, as sementes são tolerantes ao dessecamento (Salomão & Fujichima, 2002). Por sua vez, as plântulas de craibeira são tolerantes ao estresse hídrico, pois diversos parâmetros de desenvolvimento inicial como, por exemplo, o acúmulo de biomassa seca nos diferentes órgãos da plântula, são similares durante o

desenvolvimento inicial entre plântulas que são irrigadas com 100, 50 ou 25% da capacidade de campo (Cabral *et al.*, 2004).

Além disso, as sementes de craibeira podem ser favorecidas pelos ciclos naturais de hidratação e desidratação que ocorrem na Caatinga, devido à existência da memória hídrica, que possibilita uma melhora na germinação através da maior resistência à dessecação, aumento na germinabilidade e na velocidade média de germinação (Santos, 2017). Em estudo recente na fase germinativa, as sementes dessa espécie foram beneficiadas pela hidratação descontínua quando submetidas a estresse hídrico. No referido trabalho, os ciclos de HD promoveram uma maior porcentagem de germinação e uma redução no tempo médio de germinação quando as sementes foram submetidas ao estresse. Tais resultados evidenciam a presença de memória hídrica, além da aquisição da tolerância ao estresse quando as sementes passaram pela hidratação descontínua (Santos, 2017).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, S.P.; Proença, C.E.B.; Sano, S.M. & Ribeiro, J.F. (1998). **Cerrado: Espécies vegetais úteis**. Planaltina: EMBRAPA – CPAC, 464p.
- Alpert, P. (2005). The Limits and Frontiers of Desiccation-Tolerant Life. **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 685-695.
- Alpert, P. (2006). Constraints of Tolerance: Why Are Desiccation-Tolerant Organisms So Small or Rare? **The Journal of Experimental Biology** **209**(9): 1575-1584.
- Alpert, P. & Oliver, M.J. (2002). Drying without Dying. Pp. 3-43. *In*: Black, M. & Prichard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingford: CAB International.
- Araújo, E.L.; Castro, C.C. & Albuquerque, U.P. (2007). Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Functional Ecosystems and Communities** **1**(1): 15-28.
- Arc, E.; Sechet, J.; Corbineau, F.; Rajjou, L. & Marion-Poll, A. (2013). ABA Crosstalk with Ethylene and Nitric Oxide in Seed Dormancy and Germination. **Frontiers in Plant Science** **4**(63): 1-19.
- Barbedo, C.J. & Marcos-Filho, J. (1998). Tolerância à dessecação em sementes. **Acta Botanica Brasilica** **12**(2): 145-164.
- Bartels, D. (2005). Desiccation Tolerance Studied in the Resurrection Plant *Craterostigma plantagineum*. **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 696-701.
- Battaglia, M. & Covarrubias, A.A. (2013). Late Embryogenesis Abundant (LEA) Proteins in Legumes. **Frontiers in Plant Science** **4**(190): 1-11.

- Battaglia, M.; Olvera-Carrillo, Y.; Garcarrubi, A.; Campos, F. & Covarrubias, A.A. (2008). The Enigmatic LEA Proteins and Other Hydrophilins. **Plant Physiology** **148**(1): 6-24.
- Bewley, J.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W.M. & Nonogaki, H. **Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy**. 3rd ed. New York: Springer-Verlag.
- Bies-Ethève, N.; Gaubier-Comella, P.; Debures, A.; Lasserre, E.; Jobet, E.; Raynal, M.; Cooke, R. & Delseny, M. (2008). Inventory, Evolution and Expression Profiling diversity of the LEA (Late Embryogenesis Abundant) Protein Gene Family in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Molecular Biology** **67**(1-2): 107-24.
- Cabral, E.L.; Barbosa, D.C.A. & Simabukuro, E.A. (2003). Armazenamento e germinação de sementes de *Tabebuia aurea* (Mansô) Benth. & Hook.f. ex. S. Moore. **Acta Botanica Brasilica** **17**(4): 609-617.
- Cabral, E.L.; Barbosa, D.C.A. & Simabukuro, E.A. (2004). Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Mansô) Benth. & Hook.f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica** **18**(2): 241-251.
- Cardoso, V.J.M. (2008). Germinação. Pp. 386-408. In: Kerbauy, G.B. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A.
- Carvalho, P.E.R. (2003). **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: EMBRAPA Florestas, 1040p.
- Castro, R.D.; Bradford, K.J. & Hilhorst, H.W.M. (2004). Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. Pp. 69-92. In: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: Do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Clegg, J.S. (2005). Desiccation Tolerance in Encysted Embryos of the Animal Extremophile, *Artemia*. **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 715-724.

- Close, T.J. (1996). Dehydrins: Emergence of a Biochemical Role of a Family of Plant Dehydration Proteins. **Physiologia Plantarum** **97**(4): 795-803.
- Costa, D.C.M. (2016). **Desiccation Tolerance in Seeds and Plants**. Tese de Doutorado. Wageningen: Wageningen University, 184p.
- Crowe, J.H.; Crowe, L.M. & Chapman, D. (1984). Infrared Spectroscopic Studies on Interactions of Water and Carbohydrates with a Biological Membrane. **Archives of Biochemistry and Biophysics** **232**(1): 400-407.
- Crowe, J.H.; Crowe, L.M.; Wolkers, W.F; Oliver, A.E.; Ma, X.; Auh, J.H.; Tang, M.; Zhu, S.; Norris, J. & Tablin, F. (2005). Stabilization of Dry Mammalian Cells: Lessons from Nature. **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 810-820.
- Crowe, L.M.; Womersley, C.; Crowe, J.H.; Appel, L. & Rudolph, A. (1986). Prevention of Fusion and Leakage in Freeze-Dried Liposomes by Carbohydrates. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes** **861**(1): 131-140.
- Cuevas-Velázquez, C.L. & Covarrubias-Robles, A.A. (2011). Las proteínas desordenadas y su función: una nueva forma de ver la estructura de las proteínas y la respuesta de las plantas al estrés. **Revista especializada em Ciências Químico-Biológicas** **14**(2): 97-105.
- Cuming, A.C. (1999). LEA Proteins. Pp. 753-780. *In*: Shewry, P.R. & Casey, R. (Eds.). **Seed Proteins**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Cutler, S.R.; Rodriguez, P.L.; Finkelstein, R.R. & Abrams, S.R. (2010). Absciscic Acid: Emergence of a Core Signaling Network. **Annual Review of Plant Biology** **61**(1): 651-679.
- Dalal, M.; Tayal, D.; Chinnunsamy, V. & Bansal, K. C. (2009). Abiotic Stress an ABA-Inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* plays a Key Role in Salt and Drought Tolerance. **Journal Biotechnonology** **139**: 137-145.

- Dickie, J.B. & Prichard, H.W. (2002). Systematic and Evolutionary Aspects of Desiccation Tolerance in Seeds. Pp. 239-259. *In*: Black, M. & Prichard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingford: CAB International.
- Dubrovsky, J.G. (1996). Seed Hydration Memory in Sonoran Desert Cacti and Its Ecological Implication. **American Journal of Botany** **83**(5): 624-632.
- Dubrovsky, J.G. (1998). Discontinuous Hydration as a Facultative Requirement for Seed Germination in Two Cactus Species of the Sonoran Desert. **Journal of the Torrey Botanical Society** **125**(1): 33-39.
- Dure, L.; Greenway, S. & Galau, G. (1981). Developmental Biochemistry of Cotton Seed Embryogenesis and Germination: Changing Messenger Ribonucleic Acid Populations as Shown by *in vitro* and *in vivo* Protein Synthesis. **Biochemistry** **20**(14): 4162-4168.
- Ellis, R.H.; Hong, T.D. & Roberts, E.H. (1991). An Intermediate Category of Seed Storage Behaviour? II. Effects of Provenance, Immaturity, and Imbibition on Desiccation-Tolerance in Coffee. **Journal of Experimental Botany** **42**(238): 653-657.
- Elsayed, A.I.; Rafudeen, M.S. & Gollack, D. (2014). Physiological Aspects of Raffinose Family Oligosaccharides in Plants: Protection against Abiotic Stress. **Plant Biology** **16**(1): 1-8.
- Farrant, J.M.; Brandt, W.F. & Lindsey, G.G. (2007). An Overview of Mechanisms of Desiccation Tolerance in Selected Angiosperm Resurrection Plants. **Plant Stress** **1**(1): 72-84.
- Farrant, J.M. & Moore, J.P. (2011). Programming Desiccation-Tolerance: from Plants to Seeds to Resurrection Plants. **Current Opinion in Plant Biology** **14**(3): 340-345.

- Farrant, J.M.; Pammenter, N.W.; Berjak, P.; Farnsworth, E.J. & Vertucci, C.W. (1996). Presence of Dehydrin-Like Proteins and Levels of Abscissic Acid in Recalcitrant (Desiccation Sensitive) Seeds May Be Related to Habitat. **Seed Science Research** 6(1): 175-182.
- Fenner, M. & Thompson, K. (2005). **The Ecology of Seeds**. Cambridge: Cambridge University Press, 206p.
- Figueirôa, J.M.; Araújo, E.L.; Pareyn, F.G.C.; Cutler, D.F.; Gasson, P.; Lima, K.C. & Santos, V.F. (2008). Variações sazonais na sobrevivência e produção de biomassa de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. após o corte raso e implicações para o manejo da espécie. **Revista Árvore** 32(6): 1041-1049.
- Finkelstein, R.; Reeves, W.; Ariizumi, T. & Steber, C. (2008). Molecular Aspects of Seed Dormancy. **Annual Review of Plant Biology** 59(1): 387-415.
- Franchi, G.G.; Piotto, B.; Nepi, M.; Baskin, C.C.; Baskin, J.M. & Pacini, E. (2011). Pollen and Seed Desiccation Tolerance in Relation to Degree of Developmental Arrest, Dispersal, and Survival. **Journal of Experimental Botany** 62(15): 5267-5281.
- Galau, G.A.; Hughes, D.W. & Dure, L. (1986). Abscissic Acid Induction of Cloned Cotton Late Embryogenesis-Abundant (Lea) mRNAs. **Plant Molecular Biology** 7(3): 155-170.
- Garay-Arroyo, A.; Colmenero-Flores, J.M.; Garcíarrubio, A. & Covarrubias, A.A. (2000). Highly Hydrophilic Proteins in Prokaryotes and Eukaryotes Are Common During Conditions of Water Deficit. **The Journal of Biological Chemistry** 275(8): 5668-5674.
- Gee, O.H.; Probert, R.J. & Coomber, S.A. (1994). 'Dehydrin-Like' Proteins and Desiccation Tolerance in Seeds. **Seed Science Research** 4(2): 135-141.

- Goyal, K.; Walton, L.J. & Tunnacliffe, A. (2005). LEA Proteins Prevent Protein Aggregation Due to Water Stress. **Biochemical Journal** **388**(1): 151-157.
- Hara, M.; Shinoda, Y.; Tanaka, Y. & Kuboi, T. (2009). DNA Binding of Citrus Dehydrin Promoted By zinc ion. **Plant, Cell & Environment** **32**(5): 532-541.
- Harb, A.; Krishnan, A.; Ambavaram, M.M.R. & Pereira, A. (2010). Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in *Arabidopsis* Reveals Early Responses Leading to Acclimation in Plant Growth. **Plant Physiology** **154**(3): 1254-1271.
- Harrington, J.F. (1972). Seed Storage and Longevity. Pp. 145-245. *In*: Kozlowsky, T.T. (Ed.). **Seed Biology**. New York: Academic Press.
- Hoekstra, F.A.; Golovina, E.A. & Buitink, J. (2001). Mechanisms of Plant Desiccation Tolerance. **Trends Plant Science** **6**(9): 431-438.
- Hong, T.D.; Linington, S.; Ellis, R.H. (1996). **Seed storage behaviour: a compendium**. Rome: IPGRI, 115p.
- Hung, D.V.; Tong, S.; Tanaka, F.; Yasunaga, E.; Hamanaka, D.; Hiruma, N. & Uchino, T. (2011). Controlling the Weight Loss of Fresh Produce during Postharvest Storage under a Nano-Size Mist Environment. **Journal of Food Engineering** **106**(4): 325-330.
- Jönsson, K.I. & Järemo, J. (2003). A Model on the Evolution of Cryptobiosis. **Annales Zoologici Fennici** **40**(4): 331-340.
- Kageyama, P.Y. & Marques, F.C.M. (1981). **Comportamento das sementes de espécies de curta longevidade armazenadas com diferentes teores de umidade inicial (gênero *Tabebuia* sp.)**. (IPEF Circular Técnica, 126). Piracicaba: IPEF, 4p.
- Kermode, A.R. (1997). Approaches to Elucidate the Basis of Desiccation-Tolerance in Seeds. **Seed Science Research** **7**(2): 75-95.

- Kermode, A.R. & Finch-Savage, W.E. (2002). Desiccation Sensitivity in Orthodox and Recalcitrant Seeds in Relation to Development. Pp. 149-184. *In*: Black, M. & Pritchard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingford: CABI Publishing.
- Kigel, J. & Galili, G. (1995). Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker, 853p.
- Koster, K.L. (1991). Glass Formation and Desiccation Tolerance in Seeds. **Plant Physiology** **96**(1); 302-304.
- Kucera, B.; Cohn, M.A. & Leubner-Metzger, G. (2005). Plant Hormone Interactions during Seed Dormancy Release and Germination. **Seed Science Research** **15**(4): 281-307.
- Liu, Y.; Zheng, Y.; Zhang, Y.; Wang, W. & Li, R. (2010). Soybean PM2 Protein (LEA3) Confers the Tolerance of *Escherichia coli* and Stabilization of Enzyme Activity under Diverse Stresses. **Current Microbiology** **60**(5): 373-378.
- Lorenzi, H. (2008). **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Editora Plantarum, 384p.
- Maskin, L.; Frankel, N.; Gudesblat, G.; Demergasso, M.J.; Pietrasanta, L.I. & Iusem, N.D. (2007). Dimerization and DNA-Binding of ASR1, A Small Hydrophilic Protein Abundant in Plant Tissues Suffering from Water Loss. **Biochemical and Biophysical Research Communications** **352**(4): 831-835.
- Masseto, T.E.; Faria, J.M.R. & Queiroz, S.E.E. (2008). Avaliação da qualidade de sementes de cedro (*Cedrela fissilis*) pelo teste de raios X. **Ciência e Agrotecnologia** **32**(6): 1708-1712.

- Masetto, T.E.; Faria, J.M. & Fraiz, A.C. (2014). Re-induction of desiccation tolerance after germination of seeds. *Cedrela fissilis* Vell. **Annals of the Brazilian Academy of Sciences**, **86** (3): 1273-1285.
- Meiado, M.V. (2013). Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga. Pp. 89-94. *In*: Stelmann, J.R., Isaias, R.M.S., Modolo, L.V., Vale, F.H.A. & Salino, A. (Eds.). **Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica: Botânica sempre viva**. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil.
- Meiado, M.V.; Silva, F.F.S.; Barbosa, D.C.A. & Siqueira filho, J.A. (2012) **Diásporos da Caatinga: uma revisão**. *In*: Siqueira Filho, J.A. (Org.). *Flora das Caatingas do Rio São Francisco: História Natural e Conservação*. Rio do Janeiro: 365 p.
- Murdoch, A.J. & Ellis, R.H. (2000). Dormancy, Viability and Longevity. Pp. 183-241. *In*: Fenner, M. (Ed.). **Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. Wallingford: CABI Publishing.
- Oliveira, E.; Amara, I.; Bellido, D.; Odena, M.A.; Dominguez, E.; Pagès M. & Goday A. (2007). LC-MS/MS Identification of *Arabidopsis thaliana* Heat-Stable Seed Proteins: Enriching for LEA-type Proteins by Acid Treatment. **Journal of Mass Spectrometry** **42**(11): 1485-1495.
- Oliveira, M.K.A.; Schleider, D.E. & Favero, S. (2006). Caracterização morfológica, viabilidade e vigor de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex. S. Moore. **Revista Árvore** **30**(1): 25-32.
- Oliver, M.J.; Tuba, Z. & Mishler, B.D. (2000). The Evolution of Vegetative Desiccation Tolerance in Land Plants. **Plant Ecology** **151**(1): 85-100.
- Oliver, M.J.; Velten, J. & Mishler, B.D. (2005). Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 788-799.

- Pammenter, N.W. & Berjak, P. (1999). A Review of Recalcitrant Seed Physiology in Relation to Desiccation-Tolerance Mechanisms. **Seed Science Research** **9**(1): 13-37.
- Pereira, W.V.S.; Faria, J.M.R.; Tonetti, O.A.O.; Silva, E.A.A. (2012). Desiccation tolerance of *Tapirira obtusa* seeds collected from different environments. **Revista Brasileira de Sementes** **34**(3): 388-396.
- Pimenta, A.J.V.J.M. (2004). Relações hídricas. Pp. 386-408. *In*: Kerbauy, G.B. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A.
- Proctor, M.C.F. (1990). The Physiological Basis of Bryophyte Production. **Botanical Journal Linnean Society** **104**(1-3): 61-77.
- Proctor, M.C.F.; Oliver, M.J.; Wood, A.J.; Alpert, P.; Stark, L.R.; Cleavitt, N.L. & Mishler, B.D. (2007). Desiccation-Tolerance in Bryophytes: A Review. **The Bryologist** **110**(4): 595-621.
- Proctor, M.C.F. & Pence, V.C. (2002). Vegetative Tissues: Bryophytes, Vascular Resurrection Plants and Vegetative Propagules. Pp. 207-237. *In*: Black, M.; Pritchard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingfor: CABI Publishing.
- Ren, J. & Tao, L. (2003). Effect of Hydration-Dehydration Cycles on Germination of Seven *Calligonum* Species. **Journal of Arid Environments** **55**(1): 111-122.
- Reyes, J.L.; Campos, F.; Wei, H.; Arora, R.; Yang, Y.; Karlson, D.T. & Covarrubias, A.A. (2008). Functional Dissection of Hydrophilins during *in vitro* Freeze Protection. **Plant, Cell & Environment** **31**(12): 1781-1790.
- Rito, K.F.; Rocha, E.A.; Leal, I.R. & Meiado, M.V. (2009). As sementes de mandacaru têm memória hídrica? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **6**(1): 26-31.

Roberts, E.H. (1973). Predicting the Storage Life of Seeds. **Seed Science and Technology** **1**(1): 499-514.

Salomão, A.N. & Fujichima, A.G. (2002). Respostas de sementes de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. F. ex. S. Moore. (Bignoniaceae) à dessecação e ao congelamento em temperaturas a subzero. (Embrapa-Cenargem, Circular Técnico 76). Brasília: Embrapa, 4p.

Santos, J.A.S. (2017). **Efeitos da hidratação descontínua na germinação de sementes e no desenvolvimento inicial de plântulas de craibeira submetidas a déficit hídrico** Trabalho de Conclusão de Curso. São Cristóvão: Universidade Federal de Sergipe, 50p.

Shih, M.D.; Hoekstra F.A. & Hsing, Y.I.E. (2008). Late Embryogenesis Abundant Proteins. **Advances in Botanical Research** **48**(1): 211-255.

Silva, M.M. & Queiroz, L.P. (2003). A família Bignoniaceae na região de Catolés, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Sitientibus Série Ciências Biológicas** **3**(1): 3-21.

Soares, J.J.; Oliveira, A.K.M. (2009). Os paratudais no Pantanal de Miranda. **Revista Árvore** **33**(2): 339-347.

Soares, J.J. & Oliveira, A.K.M. (2009). O paratudal do Pantanal de Miranda, Corumbá-MS, Brasil. **Revista Árvore** **33**(2): 339-347.

Tobe, K.; Zhang, L.; Qiu, G.Y.; Shimizu, H. & Omasa, K. (2001). Characteristics of Seed Germination in Five Non-Halophytic Chinese Desert Shrub Species. **Journal of Arid Environments** **47**(2): 191-201.

Tunnacliffe, A.; Hinch, D.; Leprince, O.; Macherel, D.; Lubzens, E.; Cerda, J. & Clark, M. (2010). LEA Proteins: Versatility of Form and Function. **Dormancy and Resistance in Harsh Environments** **21**(1): 91-108.

Tunnacliffe, A. & Wise, M. (2007). The Continuing Conundrum of the LEA Proteins. **Naturwissenschaften** **94**(10): 791-812.

- Tweddle, J.C.; Dickie, J.B.; Baskin, C.C. & Baskin J.M. (2003). Ecological Aspects of Seed Desiccation Sensitivity. **Journal of Ecology** **91**(2): 294-304.
- Verdier, J.; Lalanne, D.; Pelletier, S.; Torres-Jerez, I.; Righetti, K.; Bandyopadhyay, K.; Leprince, O.; Chatelain, E.; Vu, B.L.; Gouzy, J.; Gamas, P.; Udvardi, M.K. & Buitink, J. (2013). A Regulatory Network-Based Approach Dissects Late Maturation Processes Related to the Acquisition of Desiccation Tolerance and Longevity of *Medicago truncatula* Seeds. **Plant Physiology** **163**(2): 757-774.
- Vicre, M.; Farrant, J.M. & Driouich, A. (2004). Insights into the Cellular Mechanisms of Desiccation Tolerance among Angiosperm Resurrection Plant Species. **Plant, Cell & Environment** **27**(11): 1329-1340.
- Walters, C.; Hill, L.M. & Wheeler, J. (2005). Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. **Integrative and Comparative Biology** **45**: 751-758.
- Waterworth, W.M.; Bray, C.M. & West, C.E. (2015). The Importance of Safeguarding Genome Integrity in Germination and Seed Longevity. **Journal of Experimental Botany** **66**(12): 3549-3558.
- Whittaker, A.; Bochicchio, A.; Vazzana, C.; Lindsey, G.G. & Farrant, J.M. (2001). Changes in Leaf Hexokinase Activity and Metabolite Levels in Response to Drying in the Desiccation Tolerant. **Journal of Experimental Botany** **52**(358): 961-969.
- Wilson, A.T.; Vickers, M. & Mann, L.R.B. (1979). Metabolism in Dry Pollen – A Novel Technique for Studying Anhydrobiosis. **Naturwissenschaften** **66**(1): 53-54.
- Wise, J.M. & Tunnacliffe, A. (2004). POPP the Question: What do LEA Proteins Do? **Trends in Plant Science** **9**(1): 13-17.

Wolkers, W.F.; Mc Cready, S.; Brandt, W.F.; Lindsey, G.G. & Hoekstra, F.A. (2001). Isolation and Characterization of a D-7 LEA Protein from Pollen that Stabilizes Glasses *in vitro*. **Biochimica et Biophysica Acta** **1544**(1-2): 196-206.

Zhao, J.; Huhman, D.; Shadle, G.; He, X.Z.; Sumner, L.W.; Tang, Y. & Dixon, R.A. (2011). MATE2 Mediates Vacuolar Sequestration of Flavonoid Glycosides and Glycoside Malonates in *Medicago truncatula*. **The Plant Cell** **23**(4): 1536-1555.

ARTIGO

A ser submetido ao Journal of Arid Environments

Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae)

Cristianne Santana Santos^{1,2}; Célia Gomes de Siqueira³ & Marcos Vinicius Meiado^{1,2*}

¹ Laboratório de Fisiologia de Sementes, Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Sergipe, Brasil.

³ Laboratório de Bioquímica e Microbiologia, Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe, Brasil.

*Autor para Correspondência: Dr. Marcos Vinicius Meiado (meiado@ufs.br)

Laboratório de Fisiologia de Sementes, Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe. Av. Vereador Olímpio Grande, s/n, Bloco D, Campus Professor Alberto Carvalho, Bairro Porto, Itabaiana, Sergipe, Brasil. CEP: 49510-200.

RESUMO – A tolerância à dessecação em sementes e plântulas é um aspecto importante para o uso de espécies na regeneração ecológica, principalmente das Florestas Tropicais Secas. Sendo assim, no presente trabalho, foram analisados os limites, aspectos fisiológicos e a relação da hidratação descontínua na tolerância à dessecação (TD) em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea*. Primeiramente, foram analisados o grau de TD das sementes e a resposta dessas a dessecação lenta e rápida em diferentes teores de água (0, 0.75, 1.5, 2.25 e 3%) do teor de água das sementes recém-coletadas), além da influência da hidratação descontínua na TD de sementes de *T. aurea* que foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) em três tempos de hidratação ($\frac{1}{2}$ do tempo da primeira fase de embebição e $\frac{1}{4}$ e $\frac{3}{4}$ da segunda fase da embebição). Já durante o desenvolvimento, foi avaliada a capacidade das plântulas de tolerarem a dessecação em três diferentes tamanhos de radícula (0 a 2, 2 a 5 e 5 a 10 mm). Além disso, também foi realizada a quantificação de açúcares redutores e de proteínas totais em todos os tratamentos avaliados. As sementes e plântulas de *T. aurea* apresentaram uma alta TD, nos dois tipos de dessecação avaliados, sendo observado um aumento no conteúdo de açúcares redutores com a diminuição do teor de água, nas sementes, bem como uma redução do conteúdo desses açúcares nas plântulas. A hidratação descontínua não promoveu um aumento da TD das sementes da espécie estudada. Contudo, ao passarem pelos ciclos de HD, foi observado um aumento do conteúdo de proteínas nas sementes submetidas à dessecação rápida. Pode-se concluir que a alta TD apresentada pelas sementes e plântulas de *T. aurea* com radículas de até 10 mm está relacionada as alterações nos mecanismos bioquímicos importantes na manutenção desta tolerância e que podem ser promovidas pela hidratação descontínua.

Palavras-chave: Tipos de dessecação, hidratação descontínua, análises bioquímicas.

Introdução

A capacidade das sementes de sobreviverem à perda extrema de água sem acumularem danos letais após a reidratação dos tecidos é conhecida como tolerância à dessecação (Alpert, 2005; Leprince & Buitink, 2010; Oliver *et al.*, 2014). Essa habilidade é adquirida durante a formação das sementes, sendo que a ativação dessa tolerância se dá no final da fase de maturação e é seguida por uma redução acentuada do conteúdo de água das sementes, que caracteriza a fase de dessecação (Castro *et al.*, 2004; Pereira Lima *et al.*, 2017). Após a aquisição da tolerância à dessecação, as sementes são dispersas com baixo conteúdo de água no meio, podendo, assim, suportar as condições de déficit hídrico no solo após sua dispersão (Fenner & Thompson, 2005; Thompson, 2017). A tolerância à dessecação é geralmente perdida após a germinação das sementes (Buitink *et al.*, 2003; Daws *et al.*, 2007; Maia *et al.*, 2011; Bewley *et al.*, 2013).

A maioria das angiospermas produzem sementes tolerantes à dessecação (Wyse & Dickie, 2017). Uma série de mecanismos fisiológicos está envolvida na aquisição da tolerância durante a dessecação da semente, após a sua dispersão (Alpert, 2005). Durante o desenvolvimento das sementes das angiospermas, no final da fase de maturação, são produzidas proteínas, enzimas e carboidratos importantes para a resposta à dessecação. Dentre as proteínas produzidas estão as Proteínas Abundantes na Embriogênese Tardia (LEA) e as do choque térmico envolvidas com a proteção das membranas celulares e renaturação de proteínas, promovendo um estado vítreo. Juntamente com proteínas anteriormente mencionadas atuam os oligossacarídeos que impedem a desintegração das membranas. As enzimas antioxidantes combatem as espécies reativas de oxigênio (ROS) que são produzidas durante a dessecação (Hoekstra

et al. 2001; Farrant *et al.* 2007; Berjak & Pammenter, 2008; Angelovici *et al.* 2010; Farrant & Moore 2011; Terrasson *et al.* 2013).

Os organismos que são tolerantes à dessecação não evitam a perda de água, mas se utilizam de mecanismos fisiológicos para minimizar os danos causados pela dessecação (Alpert, 2005). No entanto, a taxa de dessecação pode afetar a sobrevivência desses organismos (Hong *et al.*, 1996). Uma dessecação rápida pode não possibilitar o tempo necessário para a indução dos mecanismos fisiológicos importantes para a minimização dos danos causados pela perda de água (Clegg, 2005). Por outro lado, a dessecação lenta prolonga o tempo que a semente se encontra com um baixo teor de água e com o metabolismo reduzido, o que pode ser fisiologicamente prejudicial para o embrião (Proctor, 2003; Walters *et al.*, 2005).

A tolerância à dessecação pode ter uma forte influência na comunidade de Florestas Tropicais Secas (Galindo-Rodriguez & Roa-Fuentes, 2017). Em ambientes áridos e semiáridos, a disponibilidade de água para as sementes se dá num curto período de tempo (Meiado *et al.*, 2012). Portanto, as sementes desses ambientes passam, naturalmente, por ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) antes de germinarem. Segundo Dubrovsky (1996), dentre os benefícios proporcionados pela hidratação descontínua tem-se um aumento da sobrevivência das sementes durante a dessecação, o que teria uma influência direta na longevidade das sementes que permanecem no ambiente, antes de germinar (Meiado, 2013).

Uma das fontes de mortalidade de sementes é a perda da capacidade de tolerar a dessecação nas plântulas (Daws *et al.*, 2007). Ao serem dessecadas após a germinação, as plântulas de algumas espécies morrem antes ou logo após a protrusão da radícula (Buitink *et al.*, 2003; Daws *et al.*, 2007; Maia *et al.*, 2011). A irregularidade pluviométrica ou eventos como curtos períodos de estiagem durante a estação chuvosa,

podem causar a morte das plântulas ao serem submetidas à dessecação no meio (Engelbrecht *et al.*, 2006).

A capacidade das sementes de tolerarem a dessecação é um aspecto importante é um aspecto importante na escolha de espécies para utilização na regeneração ecológica (Tweddle *et al.*, 2003). A avaliação da tolerância à dessecação em diferentes espécies é de grande importância para a criação de modelos de predição que facilitam a determinação do grau de tolerância e que são instrumentos decisivos no processo de conservação *ex situ*. Além disso, também podem ser implementados protocolos de germinação que irão contribuir com a propagação das espécies e reintrodução destas em programas de restauração (Calderón-Hernández & Pérez-Martínez, 2018). Tendo isso em vista, o presente estudo teve como objetivo analisar os limites, aspectos fisiológicos e a relação da hidratação descontínua com a tolerância à dessecação em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).

Material e Métodos

a. Caracterização da área de coleta das sementes

A Caatinga representa uma formação vegetal típica de clima semiárido. Os climas desse ecossistema variam de semiáridos a subúmidos tropicais. As chuvas estão concentradas em um curto período (3 a 5 meses), com médias anuais situadas entre 250 a 900 milímetros, irregularmente distribuídas no tempo e no espaço. As temperaturas médias variam de 26 a 29°C, a umidade relativa do ar é de cerca de 50% e as taxas médias de evaporação são em torno de 2.000 mm por ano (Alves *et al.*, 2007; 2009). No Estado de Sergipe, esse ecossistema abrange uma área que se estende desde o município de Canindé de São Francisco, no extremo Noroeste do estado, até o município de

Tobias Barreto, no Sudoeste. É possível o reconhecimento de dois tipos de Caatinga: a hipoxerófila, caracterizada por períodos de seca inferior a sete meses; e a hiperxerófila, na qual o período de seca dura acima de sete meses (Araújo *et al.*, 2007).

As sementes de *T. aurea* foram coletadas de 20 matrizes localizadas em áreas de Caatinga do município de Canindé de São Francisco, em dezembro de 2017. O clima na região é do tipo BSh de acordo com a Köppen e Geiger, caracterizado por baixa pluviosidade durante o ano e com temperatura média anual de 25,3°C (Climate Data, 2018). O território do município se localiza no polígono das secas, com período chuvoso que se estende de março a julho e está inserido na bacia hidrográfica do Rio São Francisco (CRPM, 2002).

b. Experimento I: Influência da dessecação no período de pré-germinação

Para avaliar a influência da dessecação no período de pré-germinação sobre o comportamento germinativo de *T. aurea* foi determinada, previamente, a curva de dessecação das sementes. Neste estudo, o termo “dessecação” correspondeu à perda gradativa de água pela semente, desde seu teor de água inicial (sementes recém-coletadas) até a secagem total das sementes. Por sua vez, o termo “desidratação” correspondeu à perda gradativa de água de uma semente embebida, até a retomada do seu teor de água inicial, antes de iniciar o processo de embebição.

Para se determinar a curva de dessecação foram utilizadas 200 sementes de *T. aurea*, sendo divididas em oito repetições de 25 sementes cada. Logo após a separação das amostras, as sementes de cada repetição foram pesadas em balança analítica e utilizadas para a simulação de dois tipos de dessecação. Quatro repetições foram levadas para estufa de circulação forçada de ar, a uma temperatura de 40°C, para simulação da dessecação lenta e as outras quatro repetições ficaram dentro de um

gerbox com tela de separação e 40 g de sílica na parte inferior da caixa para promover a dessecação rápida, a uma temperatura de 25°C. As sementes foram pesadas em intervalos de 1 h para o acompanhamento da dessecação. Esse procedimento foi repetido até que não houvesse mais variação por três pesagens consecutivas. As curvas de dessecação permitiram determinar em quanto tempo as sementes atingiram certo percentual do seu teor de água inicial durante a fase de secagem total das sementes.

Após a determinação das curvas de dessecação, foram definidos cinco tratamentos para cada um dos dois tipos de dessecação (rápida e lenta), os quais corresponderam a 100, 75, 50, 25 e 0% do teor de água inicial das sementes, totalizando 10 tratamentos. Então, as sementes da espécie estudada foram submetidas aos tratamentos de dessecação estabelecidos, seguindo o mesmo procedimento de secagem das sementes descrito para a determinação da curva de dessecação. Após a dessecação nos tratamentos mencionados acima, as sementes foram colocadas para germinar em placas de Petri de 15 cm de diâmetro, forradas com dupla camada de papel filtro e umidificadas com 25 mL de água destilada. Cada tratamento foi composto de 100 sementes divididas em quatro repetições de 25 sementes cada. As avaliações da germinação foram realizadas diariamente e finalizaram 10 dias após o início das observações, sendo a protrusão da radícula o critério para se considerar sementes germinadas.

c. Experimento II: Influência da hidratação descontínua na tolerância à dessecação

Para avaliar a influência da hidratação descontínua na tolerância à dessecação foi determinada a curva de embebição da espécie estudada, utilizando-se 100 sementes divididas em quatro repetições de 25 sementes cada. Inicialmente, as sementes foram pesadas em balança analítica e colocadas em placas de Petri de 15 cm de diâmetro,

revestidas com duas folhas de papel filtro e umidificadas com 25 mL de água destilada. A cada hora, as sementes foram retiradas das placas, secas e pesadas novamente. Esse procedimento se repetiu até a germinação das sementes. Após o estabelecimento da curva de embebição, três tempos foram determinados na curva. Esses tempos foram denominados de X, Y e Z, onde o tempo X correspondeu à $\frac{1}{2}$ do tempo da primeira fase da embebição e os tempos Y e Z corresponderam a $\frac{1}{4}$ e $\frac{3}{4}$ da segunda fase da embebição, respectivamente (Lima *et al.*, 2018). Além disso, também foi determinada a curva de desidratação das sementes após a embebição nos três tempos de hidratação avaliados determinados pela curva de embebição (tempos X, Y e Z). Para isso, as sementes foram previamente pesadas em balança analítica e colocadas para embeber nos três tempos de hidratação avaliados, seguindo o mesmo método descrito para a determinação da curva de embebição. Após esse período, as sementes foram retiradas da água e colocadas para secar em estufa de secagem com circulação forçada de ar, a uma temperatura de 40°C. Em intervalos de 1 h, as amostras das sementes foram pesadas até que atingissem sua biomassa fresca inicial (Lima *et al.*, 2018).

Após esses procedimentos, as sementes foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de HD, sendo os tempos de hidratação correspondentes aos tempos X, Y e Z obtidos a partir da curva de embebição e os tempos de desidratação determinados pela curva de desidratação das sementes da espécie estudada. Um ciclo de HD correspondeu ao processo de embebição e posterior desidratação, até que as sementes retornassem ao seu teor de água inicial. Após a passagem pelos ciclos de HD, as sementes foram submetidas à dessecação total (0% do teor de água inicial) pelos dois tipos de dessecação avaliados no Experimento I (dessecação rápida e lenta) e, posteriormente, foram colocadas para germinar em placas de Petri de 15 cm de diâmetro, forradas com dupla camada de papel filtro e umidificadas com 25 mL de água destilada. Cada

tratamento foi composto de 100 sementes divididas em quatro repetições de 25 sementes cada. As avaliações da germinação foram realizadas diariamente e finalizaram 10 dias após o início das observações, sendo a protrusão da radícula o critério para se considerar sementes germinadas.

d. Experimento III: Influência da dessecação no período de pós-germinação

Na avaliação da influência da dessecação nas plântulas na tolerância à dessecação, as sementes da espécie estudada foram colocadas para germinar em placas de Petri de 15 cm de diâmetro, forradas com dupla camada de papel filtro e umidificadas com 25 mL de água destilada. Após a protrusão radicular, as plântulas foram separadas de acordo com o tamanho da radícula em três grupos: < 2 mm, de 2 a 5 mm e de 5 a 10 mm. Cada grupo consistiu em um tratamento. As plântulas de cada um dos tratamentos foram submetidas à dessecação total pelos dois tipos de dessecação avaliados no Experimento I (dessecação rápida e lenta).

Após a dessecação total, as sementes germinadas e dessecadas foram novamente colocadas em placas de Petri de 15 cm de diâmetro, forradas com dupla camada de papel filtro e umidificadas com 25 mL de água destilada para avaliação da retomada do desenvolvimento radicular. Cada tratamento foi composto de 100 sementes divididas em quatro repetições de 25 sementes cada. As avaliações foram realizadas diariamente e finalizaram 10 dias após o início das observações. O critério para se considerar a retomada do desenvolvimento radicular foi o crescimento ou a produção de novas radículas após a dessecação total das sementes.

e. Análises bioquímicas

Para as análises bioquímicas das sementes, foram utilizados embriões com radícula de 5 a 10 mm de todos os tratamentos avaliados nos experimentos I, II e III. A extração foi realizada a partir da centrifugação (4.000 rpm por 60 min) de 0,1 g de amostra macerada em 5 mL de solução de tampão fosfato 0,1 M pH 7,5, com 1 mM de EDTA (ácido etilenodiamino tetra-acético), 3 mM de DTT (ditiotreitól) e 5% de PVPP (polivinilpolipirrolidona) (Gomes-Junior *et al.*, 2006). Após a centrifugação, o pellet foi descartado e o sobrenadante retirado previamente com o auxílio de uma pipeta automática, sendo as alíquotas armazenadas em eppendorfs de 1,5 mL, os quais foram mantidos em freezer, a -5°C, até a quantificação das macromoléculas. Os açúcares redutores (AR) foram quantificados a partir da reação de 250 µL da alíquota com o ácido 3,5 dinitrosalicílico (DNS), utilizando solução de glicose como padrão e com leituras sendo realizadas em espectrofotômetro com comprimento de onda de 545 nm (Miller, 1959). As proteínas solúveis (PT) foram quantificadas a partir da reação de 100 µL da alíquota com o Coomassie Blue – G-250, utilizando solução de BSA-Caseína como padrão e com leituras sendo realizadas em espectrofotômetro com comprimento de onda de 595 nm seguindo o método descrito por Bradford (1976).

f. Análises estatísticas

Ao término das observações foram calculados a germinabilidade ($G = \%$) e o T_{50} por meio da fórmula $T_{50} = t_i + (N/2 - n_i) (t_j - t_i) / n_j - n_i$, onde N é o número total de sementes germinadas; n_i e n_j , o número de sementes germinadas de acordo com a seguinte estrutura: $n_i < N/2 < n_j$; e t_i e t_j são os dias em que n_i e n_j ocorreram (Farooq *et al.*, 2005). A normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas através dos testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Os resultados foram submetidos à análise de variância fatorial, com dois fatores (tipo e grau de

dessecação) no Experimento I, com três fatores (tempo de hidratação, números de ciclos de HD e tipo de dessecação) no Experimento II e com dois fatores (tamanho de radícula e tipo de dessecação) no Experimento III. As médias foram comparadas *a posteriori* pelo teste de Tukey (Ranal & Santana, 2006). As análises bioquímicas seguiram o mesmo design experimental e os açúcares redutores e as proteínas totais quantificados em todos os experimentos foram analisados da mesma forma descrita para os parâmetros germinativos. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa STATISTICA 13, com $\alpha = 5\%$ (StatSoft, 2016).

Resultados

a. Experimento I: Influência da dessecação no período de pré-germinação

As sementes de *T. aurea* apresentaram um teor de umidade de 3%. Para atingirem a dessecação máxima foram necessárias 4 horas de secagem na sílica (dessecação rápida) e 6 horas na estufa (dessecação lenta) (Figura 1). As sementes de craibeira da população estudada são muito tolerantes à dessecação no período pré-germinativo, já que mantêm uma alta porcentagem de germinação mesmo com redução de 100% de seu conteúdo de água, tanto na dessecação lenta quanto na rápida (Figura 3). Além disso, também foi observada a formação de 100% de plântulas normais das sementes que germinaram nos tratamentos avaliados.

Os tipos de dessecação avaliados diferiram quanto ao teor de água na germinação e no T_{50} (Tabela 1). Ao serem dessecadas na sílica e na estufa houve diferença no tratamento de 0.75%, sendo que a porcentagem de germinação foi maior na dessecação rápida do que na lenta. O T_{50} diferiu entre os tratamentos de conteúdo de água e os tipos de dessecação (Tabela 1). Houve um aumento do T_{50} à medida que o conteúdo de água era reduzido, sendo que esse aumento foi significativamente maior

nas sementes que passaram pela dessecação rápida quando comparadas as que foram submetidas à dessecação lenta nos tratamentos de 0.75, 1.50 e 2.25% do teor de água (Figura 3).

b. Experimento II: Influência da hidratação descontínua na tolerância à dessecação

As sementes de *T. aurea* geminaram após 27 horas de embebição. De acordo com a curva de embebição (Figura 2A), foi possível observar que o tempo X, o qual corresponde a $\frac{1}{2}$ da primeira fase da embebição, foi de 5 horas. Além disso, os tempos Y e Z, os quais correspondem a $\frac{1}{4}$ e $\frac{3}{4}$ da segunda fase da embebição, foram 14 e 22 horas, respectivamente. A curva de desidratação das sementes de *T. aurea* demonstrou que as mesmas desidrataram em um período de 4 horas (Figura 2B).

Independentemente do tipo de dessecação e dos efeitos da hidratação descontínua, as sementes de *T. aurea* apresentaram uma alta tolerância à dessecação (>90,0%) quando submetidas à dessecação rápida ou lenta (Figura 4).

A hidratação descontínua das sementes de *T. aurea* não conferiu maior tolerância à dessecação. Ciclos de HD com maiores tempos de hidratação foram mais prejudiciais às sementes de *T. aurea*, ou seja, quanto maior o tempo de hidratação menor é a germinabilidade das sementes após a dessecação total, principalmente quando as sementes passam por uma dessecação lenta. A hidratação descontínua no menor tempo de hidratação avaliado não reduziu a germinabilidade das sementes de *T. aurea* após a dessecação rápida (Figura 4).

Foi observada uma redução significativa no T_{50} das sementes de *T. aurea* após a passagem pelos ciclos de HD (Tabela 2). A redução no T_{50} proporcionada pelos ciclos de HD foi maior quando as sementes foram hidratadas nos maiores tempos de hidratação avaliados (Tempo Y e Z) e, posteriormente, submetidas à dessecação rápida.

Por outro lado, quando as sementes de *T. aurea* foram submetidas à dessecação lenta, a hidratação descontínua prévia não proporcionou uma redução significativa no T_{50} , independentemente do tempo de hidratação avaliado (Figura 5).

c. Experimento III: Influência da dessecação no período de pós-germinação

A alta tolerância à dessecação observada no período pré-germinativo foi mantida no período pós-germinativo. As sementes de *T. aurea* retomaram a germinação após serem dessecadas no maior tamanho de radícula avaliado e mantiveram uma germinabilidade igual ou superior a 80%, não sendo observadas diferenças quanto aos tipos de dessecação avaliados (Figura 6). Além disso, 100% das sementes germinadas formaram plântulas normais.

Ao avaliar a tolerância à dessecação após a germinação houve diferença significativa na porcentagem de germinação entre os tamanhos de radícula (Tabela 3). As radículas com 5 a 10 mm levaram mais tempo para retomarem a germinação quando comparadas aos demais tratamentos avaliados, tanto na dessecação lenta como na dessecação rápida (Tabela 3; Figura 6).

As sementes que passaram pela dessecação depois de germinadas tiveram uma alta porcentagem e plântulas normais, demonstrando, assim, que essa dessecação no período pós-germinativo não afeta o estabelecimento da população estudada. Além disso, também foram observadas três diferentes estratégias de retomada da germinação após a dessecação nos tratamentos avaliados. Algumas sementes depois de dessecadas e reidratadas retomavam o crescimento de uma nova radícula através da região meristemática. Já outras sementes emitiram raízes adventícias antes de uma nova radícula ser formada e, por fim, algumas sementes emitiam os cotilédones anteriormente

ao desenvolvimento de uma nova radícula (Figura 7). A segunda estratégia foi a mais comum nos tratamentos avaliados, sendo observada em 80% dos casos.

d. Análises bioquímicas

No experimento I não houve diferença significativa na quantidade de açúcares redutores entre os tipos de dessecação avaliados (Tabela 1). No entanto, a quantidade desses açúcares duplicou nas sementes que foram submetidas a 100% de dessecação quando comparadas ao controle tanto na dessecação rápida como na dessecação lenta (Tabela 4). O conteúdo de proteínas não variou entre os tratamentos avaliados no referido experimento (Tabela 4).

Na dessecação rápida, foi observada uma redução significativa da quantidade de açúcares redutores nas sementes que passaram por três ciclos de HD nos tempos Y e Z de hidratação avaliados no experimento II quando comparada ao controle. Já na dessecação lenta, não houve diferença significativa na quantidade desses açúcares relacionada aos ciclos e ao tempo de hidratação (Tabela 5). O conteúdo de proteínas na dessecação lenta não diferiu significativamente entre os tempos de hidratação e os ciclos avaliados (Tabela 5). No entanto, na dessecação rápida no tempo X de hidratação, ao serem submetidas a 1 e 2 ciclos de HD e no tempo Z ao serem submetidas à 1 e 2 ciclos de HD na dessecação rápida e lenta, respectivamente, foi observado um aumento da quantidade de proteínas em relação ao controle (Tabela 5).

O conteúdo de açúcares redutores nos tamanhos de radículas avaliados no experimento III apresentou uma redução significativa quando comparado ao controle (sementes não germinadas que passaram pela dessecação), nos dos tipos de dessecação avaliados. No entanto, a quantidade de açúcares não diferiu entre o maior e menor tamanho de radícula avaliado, tanto na dessecação lenta quanto na dessecação rápida

(Tabela 6). Já em relação ao conteúdo de proteínas totais, não houve diferença significativa entre o controle e os tratamentos do referido experimento (Tabela 6).

Discussão

a. Experimento I: Influência da dessecação no período de pré-germinação

A capacidade de tolerar a dessecação é uma característica importante para a manutenção da sobrevivência das sementes que estão submetidas à dessecação severa devido à estabilidade dos tecidos secos (Gaff & Oliver, 2013). A avaliação de tolerância à dessecação com a espécie estudada foi realizada por outros autores em períodos que chegaram até 48 horas de secagem em temperatura de 24°C e que mantiveram cerca de 4% da umidade das sementes. Nessa análise foi observada uma redução da germinabilidade quando as sementes foram submetidas à dessecação extrema, a qual foi atribuída ao tempo prologando de exposição às condições de dessecação (Salomão & Fujichima, 2002). Entretanto, no presente estudo, as sementes da *T. aurea* da população estudada apresentaram uma alta tolerância á dessecação quando submetidas à dessecação extrema em um curto período de tempo. Como em ambientes áridos e semiáridos, as elevadas temperaturas no solo promovem a evaporação rápida da água das camadas superficiais e a dessecação das sementes deve ocorrer em um curto período de tempo, principalmente as de espécies com tegumentos menos espessos como o da espécie estudada.

A velocidade de saída da água das células, também conhecida como taxa de secagem, tem sido considerada como um fator que influencia a resposta à dessecação nas sementes (Ellis, 1996; José *et al.*, 2011). Uma dessecação rápida e em baixas temperaturas (15°C) foram indicadas para as sementes ortodoxas. De acordo com Hong

e Ellis (1996), a secagem lenta e altas temperaturas levam a uma redução na viabilidade das sementes. No entanto, alguns autores acreditam que a secagem lenta proporciona maior homogeneidade na perda de água, permitindo, também, maior tempo para que os mecanismos de reparo sejam sintetizados e atuem na proteção dos tecidos (Kermode; Finch-Savage, 2002; Vieira *et al.*, 2010). No entanto, como observado anteriormente, o tipo de desidratação não afetou a germinação das sementes da espécie estudada, mesmo em temperatura de 40° C, o que confirma a alta tolerância das sementes de *T. aurea*.

Durante a dessecação, ocorre a diminuição da atividade metabólica devido à redução do conteúdo de água das sementes. Sendo assim, um aumento no tempo que as sementes levam para germinar é consequência da diminuição do teor de umidade que leva a redução do metabolismo e, portanto, precisa-se de mais tempo para que ocorra a reabsorção de água, reativação metabólica e a germinação (Tweddle *et al.*, 2003). Esse comportamento foi observado no presente estudo para os dois tipos de dessecação, nas quais houve um aumento no T₅₀ ocasionado pela diminuição do teor de água das sementes.

b. Experimento II: Influência da hidratação descontínua na tolerância à dessecação

A dessecação durante o desenvolvimento das sementes leva a uma redução metabólica que permite que estas permaneçam viáveis por um longo período de tempo antes de germinar. Contudo, dependendo do local em que estas sementes são dispersas, o processo de reidratação dos tecidos pode não ser completo devido a falta de água no solo, ocorrendo assim a interrupção do processo germinativo (Fenner & Thompson, 2005). Esses ciclos de hidratação e desidratação são comuns nas regiões semiáridas como a Caatinga (Meiado *et al.*, 2012) e têm sido associados a um aumento da taxa de

sobrevivência à dessecação (Dubrovsky, 1996). No entanto, a tolerância à dessecação das sementes de *T. aurea* da população estudada não foi favorecida pela hidratação descontínua, sendo que os ciclos de HD e o tempo de hidratação prejudicaram a germinação das sementes. Esses resultados podem ser explicados pelo curto tempo de embebição necessário para germinação das sementes da espécie estudada. Portanto, essas sementes não devem passar por vários ciclos de HD no ambiente natural, antes de germinarem.

A hidratação descontínua apresenta outras vantagens para o processo germinativo, dentre elas se encontram um aumento na porcentagem, velocidade e uniformidade de germinação (Dubrovsky, 1996; 1998; Rito *et al.*, 2009; Lima & Meiado, 2017; Lima *et al.*, 2018). Uma das alterações promovidas pelos ciclos de HD é a diminuição da viscosidade do protoplasma e maior permeabilidade à água (Thomas *et al.*, 2000). Essa maior permeabilidade à água faz com que o processo de embebição seja mais rápido, levando, assim, a uma redução do T_{50} como aquela observada no presente estudo, quando as sementes foram submetidas à dessecação rápida. Ao passarem por uma dessecação lenta, por outro lado, essa redução do T_{50} não foi observada, o que pode estar relacionado às mudanças no tecido devido à perda gradual de água que deve ter possibilitado a formação do estado vítreo no citoplasma, aumentando, assim, sua viscosidade e diminuindo a permeabilidade (Thomas *et al.*, 2000).

c. Experimento III: Influência da dessecação no período de pós-germinação

A caracterização de algumas espécies quanto à capacidade das sementes de tolerarem a dessecação demonstraram que esta tolerância é, geralmente, perdida no final do processo germinativo, com a protrusão da radícula (Lin *et al.*, 1998; Buitink *et al.*, 2003; Albuquerque *et al.*, 2009; Guimarães *et al.*, 2016). As sementes de *Bowdichia*

virgilioides Kunth (Fabaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae), *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae), *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae) apresentaram uma redução do processo germinativo, passando de uma média de 60% antes da protrusão da radícula para 0% com o crescimento radicular. Com o avanço do processo germinativo também foi observada uma diminuição na capacidade de restabelecimento da tolerância à dessecação dessas espécies (Maia *et al.*, 2011).

Alguns estudos demonstraram que, durante o processo germinativo, os mecanismos que conferem as sementes a tolerância à dessecação são desativados. Sendo assim, para muitas espécies a protrusão da radícula delimita a perda dessa tolerância (Castro *et al.*, 2017). Com a intensificação do metabolismo das sementes e consumo das reservas ocorre uma desativação progressiva dos mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação, até que esta seja completamente perdida (Dekkers *et al.*, 2015). Contudo, para as sementes de espécies florestais, o período de perda da tolerância à dessecação é bastante variável. Em estudos com *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Fabaceae), Castro *et al.* (2017) observaram que as sementes da referida espécie perderam totalmente a tolerância à dessecação após a protrusão da radícula. Já as sementes de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae) perdem a tolerância à dessecação quando as radículas atingem 2 mm de comprimento. No presente estudo, as sementes de *T. aurea* da população estudada com radículas de até 10 mm toleraram à dessecação de 100% do seu teor de água, indicando uma tolerância bem maior do que todas as espécies mencionadas anteriormente.

O padrão de tolerância à dessecação está relacionado ao ambiente em que as sementes se desenvolvem. A baixa umidade relativa do ar no momento de dispersão favorece a síntese das macromoléculas que são importantes para conferir maior ou

menor tolerância à dessecação (Nascimento *et al.*, 2007). A capacidade das sementes tolerarem a dessecação, mesmo após a germinação, pode caracterizar alta possibilidade de sobrevivência, mesmo em ambientes com maiores restrições hídricas (Ribeiro *et al.*, 2016). Apesar de ter sido observada uma redução na formação de plântulas normais em estudos com sementes de *A. colubrina* submetidas à dessecação depois de 12 horas de embebição (Castro *et al.*, 2017), as sementes germinadas de *T. aurea* conseguiram se estabelecer mesmo após serem submetidas à dessecação total em indivíduos com radículas de até 10 mm, demonstrando a alta tolerância das sementes da população estudada à perda de água para o meio.

As diversas estratégias de retomada de germinação apresentadas pelas sementes de *T. aurea* demonstraram o alto grau de tolerância à dessecação da referida espécie. O crescimento de raízes secundárias demonstrou que a espécie é capaz da retomada do processo germinativo e de desenvolvimento de plântulas. A manutenção do desenvolvimento, mesmo após a morte da raiz primária, demonstrou o alto grau de tolerância à dessecação da espécie, tornando esta um modelo interessante para estudos futuros (Rodrigues *et al.*, 2015). Resultados semelhantes ao encontrados neste estudo foram observados em outra espécie da família Bignoniaceae por Vieira *et al.* (2010). Após passarem por dessecação que levou a morte das radículas, as sementes germinadas de *H. impetiginosus* retomaram o desenvolvimento com a emergência de raízes adventícias (Vieira *et al.* 2010).

d. Análises Bioquímicas

No final da fase de maturação, há um acúmulo de proteínas LEA e açúcares não redutores, dentre eles a sacarose, estaquiose e rafinose (Hoekstra *et al.*, 2001; Angelovici *et al.*, 2010). A expressão das proteínas LEA está ligada à aquisição de

tolerância à dessecação em sementes ortodoxas (Hundertmar & Hinch, 2008). Já os açúcares não redutores preenchem os espaços livres entre as macromoléculas que são criados pela saída da água durante a dessecação (Buitink & Leprince, 2008). Diversos autores relacionaram o tipo e a quantidade de açúcares não redutores com a tolerância à dessecação (Black *et al.*, 1999, Hoekstra *et al.*, 2001; Buitink *et al.*, 2003) e a ausência ou quantidade reduzida de monossacarídeos redutores, como glicose, frutose e manose em tecidos tolerantes (Leprince *et al.*, 1992; Kuo *et al.*, 1998). Contudo, apesar das sementes não terem demonstrado uma mudança no conteúdo de proteínas durante a dessecação no experimento I, foi observado um aumento de 50% no conteúdo de açúcares redutores quando as sementes de *T. aurea* quando estas eram submetidas ao maior grau de dessecação nos dois tipos de dessecação avaliados.

Uma alta sobrevivência à dessecação promovida pela hidratação descontínua nas sementes de espécies nativas das regiões semiáridas tem sido relacionada à preservação das alterações fisiológicas e bioquímicas resultantes das hidratações prévias (Dubrovsky, 1996; 1998). Dentre essas alterações, tem-se um acúmulo de proteínas LEA durante os ciclos de HD, que proporcionam um aumento da tolerância à dessecação (Chen & Arora, 2013). Pôde-se observar no presente estudo uma quantidade maior de proteínas nas sementes de *T. aurea* que foram submetidas aos ciclos de HD no tempo X de hidratação e, posteriormente, à dessecação rápida, e no tempo Z na dessecação lenta e rápida no tempo demonstrando que a hidratação descontínua tem efeito sobre a produção de proteínas das quais devem estar presentes aquelas relacionadas à proteção dos danos causados pela perda de água das células.

A capacidade de algumas espécies de manterem a tolerância à dessecação após a germinação está relacionada à característica de adaptação ao estresse (Daws *et al.*, 2007). A diminuição no conteúdo de oligossacarídeos foi relacionada ao avanço do

processo de embebição, sendo que, em algumas espécies, a perda da capacidade de tolerar a dessecação coincide com a perda dos açúcares não redutores (Koster & Leopold, 1988). A redução no conteúdo de açúcares redutores nas sementes germinadas que passaram por dessecação e preservação do conteúdo de proteínas pode ter possibilitado a manutenção das células meristemáticas durante a dessecação e permitido a retomada da germinação e o desenvolvimento das plântulas. Isso pode ser justificado, pois, nos estágios avançados da maturidade de sementes ortodoxas, ocorre redução no nível de monossacarídeos, que possibilita a formação dos oligossacarídeos (Kigel & Galili, 1995).

Conclusões

As sementes de *T. aurea* da população estudada apresentaram um alto grau de tolerância ao dessecamento nos dois tipos de dessecação avaliados. As dessecações rápida e lenta promoveram alterações nos mecanismos bioquímicos, com aumento no conteúdo de açúcares redutores com a redução do teor de água das sementes da espécie estudada.

A hidratação descontínua não conferiu um aumento da tolerância à dessecação nas sementes de *T. aurea*. Apesar disso, os ciclos de HD promoveram um aumento do conteúdo de proteínas nas sementes submetidas à dessecação rápida que passaram pelo menor tempo de hidratação, demonstrando que a hidratação descontínua promove mudanças fisiológicas que são preservadas e podem estar relacionadas à alta sobrevivência durante a dessecação, mesmo após iniciado o processo germinativo.

A alta tolerância à dessecação foi mantida nas plântulas. Com a redução do conteúdo de açúcares redutores, as plântulas de *T. aurea* com radículas de até 10 mm, conseguiram retomar o desenvolvimento ao serem submetidas à dessecação rápida e

lenta. Demonstrando alterações nos mecanismos bioquímicos da tolerância que são fundamentais pela manutenção da capacidade de tolerar a dessecação mesmo após a germinação.

Referências Bibliográficas

- Albuquerque, K.S.; Guimarães, R.M.; Almeida, I.F. & Clemente, A.D.C.S. (2009) Alterações fisiológicas e bioquímicas durante a embebição de sementes de sucupira-preta (*Bowdichia virgilioides* Kunth.). **Revista Brasileira de Sementes** **31**(1):12-19.
- Alpert, P. (2005). The Limits and Frontiers of Desiccation-Tolerant Life. **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 685-695.
- Alves, J.J.A. (2007). Geoecologia da Caatinga no semiárido do Nordeste brasileiro. **Climatologia e Estudos de Paisagens** **2**(1): 58-71.
- Alves, J.J.A. (2009). Degradação da Caatinga: Uma investigação ecogeográfica. **Caatinga** **22**(3): 126-135.
- Angelovici, R.; Galili, G.; Fernie, A.R. & Fait, A. (2010). Seed desiccation: a bridge between maturation and germination. **Trends in Plant Science** **15**(4): 211-218.
- Araújo, L.E.; Castro, C.C. & Albuquerque, P.U. (2007). Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Functional Ecosystems and Communities** **1**(1): 15-28.
- Berjak, P. & Pammenter, N.W. (2008). From Avicennia to Zizania: seed recalcitrance in perspective - a review. **Annal of Botany** **101**: 213-228.
- Bewley, J.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W.M. & Nonogaki, H. (2013) **Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy**. 3rd ed. New York: Springer-Verlag. 392 p.
- Black, M.; Corbineau, F.; Gee, H. & Côme, D. (1999). Water content, raffinose and dehydrins in the induction of desiccation tolerance in immature wheat embryos. **Plant Physiology** **120**:463-471

- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry** 72 (1/2): 248-254.
- Buitink, J.; Vu, B.L.; Satour, P. & Leprince, O. (2003). The re-establishment of desiccation tolerance in germinated radicles of *Medicago truncatula* Gaertn. seeds. **Seed Science Research** 13(4): 273-286.
- Calderón-Hernández, M. & Pérez-Martínez. (2018). Seed desiccation tolerance and germination of four *Puya* (Bromeliaceae) high-andean tropical species from Colombia. **Caldasia** 40(1):177-187.
- Castro, L.E.; Guimarães, C.C. & Faria, J.M.R. (2017). Physiological, cellular and molecular aspects of the desiccation tolerance in *Anadenanthera colubrina* seeds during germination. **Brazilian Journal of Biology** 77(4): 774-780.
- Castro, R.D.; Bradford, K.J. & Hilhorst, H.W.M. (2004). Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. Pp. 69-92. In: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: Do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Chen, K. & Arora, R. (2013). Priming memory invokes seed stresstolerance. **Environmental and Experimental Botany** 94(1): 33-45.
- Clegg, J.S. (2005). Desiccation tolerance in encysted embryos of the animal extremophile, *Artemia*. **Integrative and Comparative Biology** 45: 715–724.
- Climate Data (2018). Clima Canindé de São Francisco. Disponível em: < <https://pt.climate-data.org/americas-do-sul/brasil/sergipe/caninde-de-sao-francisco-42944/>> Acesso em 15/12/2018 às 15:45.
- CRPM (2012). - **Diagnóstico do Município de Canindé de São Francisco SE**. Disponível em:< <http://www.cprm.gov.br/publique/?tpl=home>>. Acesso em 15/12/2018 às 15:32.

- Daws, M.I.; Bolton, S.; Burslem, D.F.R.; Garwood, N.C. & Mullins, C.E. (2007). Loss of desiccation tolerance during germination in neo-tropical pioneer seeds: implications for seed mortality and germination characteristics. **Seed Science Research** 17(4): 273-281.
- Dickie, J.B. & Prichard, H.W. (2002). Systematic and Evolutionary Aspects of Desiccation Tolerance in Seeds. Pp. 239-259. *In*: Black, M. & Prichard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingford: CAB International.
- Dubrovsky, J.G. (1996). Seed Hydration Memory in Sonoran Desert Cacti and Its Ecological Implication. **American Journal of Botany** 83(5): 624-632.
- Dubrovsky, J.G. (1998). Discontinuous Hydration as a Facultative Requirement for Seed Germination in Two Cactus Species of the Sonoran Desert. **Journal of the Torrey Botanical Society** 125(1): 33-39.
- Elsayed, A.I.; Rafudeen, M.S. & Golldack, D. (2014). Physiological Aspects of Raffinose Family Oligosaccharides in Plants: Protection against Abiotic Stress. **Plant Biology** 16(1): 1-8.
- Engelbrecht, B.M.; Dalling, J.W.; Pearson, T.R.; Wolf, R.L.; Gálvez, D.A.; Koehler, T., Tyree, M.T. & Kursar, T.A. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. **Oecologia**. 148(2): 258-69.
- Farrant, J.M. & Moore, J.P. (2011). Programming Desiccation-Tolerance: from Plants to Seeds to Resurrection Plants. **Current Opinion in Plant Biology** 14(3): 340-345.
- Farrant, J.M.; Brandt, W.F. & Lindsey, G.G. (2007). An Overview of Mechanisms of Desiccation Tolerance in Selected Angiosperm Resurrection Plants. **Plant Stress** 1(1): 72-84.

- Fenner, M. & Thompson, K. (2005). **The Ecology of Seeds**. Cambridge: Cambridge University Press, 206p.
- Franco, E. (1983). **Biogeografia do Estado de Sergipe**. Secretaria de Estado da Educação -Subsecretaria da Cultura de Arte, Sergipe, 136 p.
- Gaff, D.F. & Oliver, M. (2013). The evolution of desiccation tolerance in angiosperm plants: a rare yet common phenomenon. **Functional Plant Biology** **40**: 315–328.
- Galindo-Rodriguez, C. & Roa-Fuentes, L. Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. **Forest Ecology and Management** **404**: 289–293.
- Gomes-Junior, R.A.; Moldes, C.A.; Delite, F.S.; Pompeu, G.B.; Grato, P.L.; Mazzafera, P. Lea, P.L. & Azevedo, R.A. (2006). Antioxidant metabolism of coffee cell suspension cultures in response to cadmium. **Chemosphere** **65**:1330-1337.
- Graham, L.E.; Arancibia-Avila, P.; Taylor, W.A.; Strother, P.K. & Cook, M.E. (2012). Aeroterrestrial Coleochaete (Streptophyta, Coleochaetales) model early plant adaptation to land. **American Journal of Botany** **99**:130–144.
- Guimarães, C.C.; Faria, J.M.R.; Hilhorst, H.W.M.; Ligterink, W.; Pereira, W.V.S. & José, A.C. (2016). Changes in gene expression and soluble carbohydrate contents during the imbibition and re-induction of desiccation tolerance in *Peltophorum dubium* seeds. **Seed Science and Technology** **44**(1): 125-137.
- Hoekstra, F.A.; Golovina, E.A. & Buitink, J. (2001). Mechanisms of Plant Desiccation Tolerance. **Trends Plant Science** **6**(9): 431-438.
- Hong, T.D. & Ellis, R.H. (1996). **A protocol to determine seed storage behaviour**. **Rome**: International Plant Genetic Resources Institute, 1996. 55p.
- Hundertmark, M. & Hincha, D.K. (2008). LEA (late embryogenesis abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. **BMC Genomics** **9**:118.

- José, A.C.; Silva, E A.A.; Davide, A.C.; Melo, A.J.S. & Toorop, P.E. (2011). Effects of drying rate and storage time on *Magnolia ovate* Spreng. seed viability. **Seed Science and Technology** **39** (2): 425-434.
- Kermode, A.R. & Finch-Savage, W.E. (2002). Desiccation Sensitivity in Orthodox and Recalcitrant Seeds in Relation to Development. Pp. 149-184. *In*: Black, M. & Pritchard, H.W. (Eds.). **Desiccation and Survival in Plants: Drying without Dying**. Wallingford: CABI Publishing.
- Kermode, A.R. (1997). Approaches to Elucidate the Basis of Desiccation-Tolerance in Seeds. **Seed Science Research** **7**(2): 75-95.
- Kigel, J. & Galili, G. (1995). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 853p.
- Koster, K.L. & Leopold, A.C. (1988) Sugars and desiccation tolerance in seeds. **Plant Physiology** **88**: 829–832.
- Kuo, T.M.; Vanmiddlesworth, J.F. & Wolf, W.F. (1988). Content of raffinose oligosaccharides and sucrose in various plant seeds. **Journal of Agricultural and Food Chemistry** **36** (1): 32–36.
- Leprince, O. & Buitink, J. (2010). Desiccation tolerance: from genomics to the field. **Plant Science** **179**: 554-564.
- Leprince, O.; Van der werf, A.; Deltour, R & Lambers, H. (1992). Respiration pathways in germinating maize radicles correlated with desiccation tolerance and soluble sugars. **Physiologia Plantarum** **84**(4): 581-588.
- Lima, A.T. & Meiado, M.V. (2017). Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. **Seed Science Research** **27**: 292-302.

- Lima, A.T.; Cunha, P.H.J; Dantas, B.F. & Meiado, M.V. (2018). Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer tolerance to water stress during seed germination? **Journal of Seed Science** **40**: 036-043.
- Lin, T.P.; Yen, W.L. & Chien, C.T. (1998). Disappearance of desiccation tolerance of imbibed crop seeds is not associated with the decline of oligosaccharides. **Journal of Experimental Botany** **49**(324):1203–1212.
- Maia, J.; Dekkers, B.J.W.; Provart, N.J.; Ligterink, W, & Hilhorst, H.W.M. (2011). The re-establishment of desiccation tolerance in germinated *Arabidopsis thaliana* seeds and its associated transcriptome. **PLoS one** **6**(12): 1-11.
- Marques, F.R.F.; Meiado, M.V.; Castro, N.M.C.R.; Campos, M.L.O.; Mendes, K.R.; Santos, O.O. & Pompelli, M.F. (2015). GerminaQuant: A New Tool for Germination Measurements. **Journal of Seed Science** **37** (3): 248-255.
- Meiado, M.V.; Silva, F.F.S.; Barbosa, D.C.A. & Siqueira filho, J.A. (2012) **Diásporos da Caatinga: uma revisão**. In: Siqueira Filho, J.A. (Org.). Flora das Caatingas do Rio São Francisco: História Natural e Conservação. Rio do Janeiro: 365 p.
- Miller, G.L. (1959). Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry** **31**:426-428.
- Nascimento, W.M.O; Novembre, A.D.L.C & Cicero, A.M. (2007). Consequências fisiológicas da dessecação em sementes de açaí (*Euterpe oleracea* Mart). **Revista Brasileira de Sementes** **29**(2): 38-43.
- Oliver, M.J.; Tuba, Z.; Mishler, B.D.; Ecology, S.P.; Nov, N.; Oliver, J. & Tuba, Z. (2014). The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. **Plant Ecology** **151**(1): 85-100.

- Oliver, M.J.; Velten, J. & Mishler, B.D. (2005). Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? **Integrative and Comparative Biology** **45**(5): 788-799.
- Pereira Lima, J.J.; Buitink, J.; Lalanne, D.; Rossi, R.F.; Pelletier, S.; da Silva, E.A.A. & Leprince, O. (2017). Molecular characterization of the acquisition of longevity during seed maturation in soybean. **PLoS One** **12**(7): 1-25.
- Proctor, M.C.F. (2003). Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook. and *H. tunbrigense* (L.) Smith. **Annals of Botany** **91**: 717-727.
- Ranal, M.A. & Santana, D.G. (2006). How and Why to Measure the Germination Process? **Revista Brasileira de Botânica** **29**(1): 1-11.
- Ribeiro, D.E.; Alvarenga, A.A.; Martins, J.R.; Rodrigues, A.C. & Maia, V.O. (2016) germinação e reindução da tolerância à dessecação em sementes de *Senna multijuga* (RICH.) IRWIN ET BARN. **Ciência Florestal** **26**(4): 1133-1140.
- Rito, K.F.; Rocha, E.A.; Leal, I.R. & Meiado, M.V. (2009). As sementes de mandacaru têm memória hídrica? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **6**(1): 26-31.
- Salomão, A.N. & Fujichima, A.G. (2002). Respostas de sementes de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. F. ex. S. Moore. (Bignoniaceae) à dessecação e ao congelamento em temperaturas a subzero. (Embrapa-Cenargem, Circular Técnico 76). Brasília: Embrapa, 4p.
- StatSoft (2016). **STATISTICA 13**. StatSoft South America. Disponível em: <http://www.statsoft.com.br>. Acesso em: 24 de nov. 2017.
- Terrasson, E.; Buitink, J.; Righetti, K., Ly Vu, B.; Pelletier, S.; Zinsmeister, J.; Lalanne, D. & Leprince, O. (2013). An emerging picture of the seed desiccome: confirmed

regulators and newcomers identified using transcriptome comparison. **Frontier Plant Science** **4**: 497

Thomas, U.C.; Varughese, K.; Thomas, A. & Sadanandan, S. (2000). Seed Priming – For increased vigour, viability and productivity of upland rice. **LEISA India** **2**(4): 14.

Thompson, R. (2017). Letters to the twenty-first century botanist. Second series: “What is a seed? **Botany Letters** **165**(1): 3-5.

Tweddle, J.C; Dickie, J.B.; Baskin, C.C. & Baskin J.M. (2003). Ecological Aspects of Seed Desiccation Sensitivity. **Journal of Ecology** **91**(2): 294-304.

Vieira, C.V.; da Silva, E.A.A.; de Alvarenga, A.A.; de Castro, E.M. & Toorop, P.E. (2010) Stress-associated factors increase after desiccation of germinated seeds of *Tabebuia impetiginosa* Mart. **Plant Growth Regulation** **62**:257–263.

Vieira, C.V.; Silva, E.A.A.; Alvarenga, A.A.; Castro, E.A. & Toorop, P.E. (2010). Stress-associated factors increase after desiccation of germinated seeds of *Tabebuia impetiginosa* Mart. **Plant Growth Regulation, Dordrecht** **62**: 257-263.

Walters, C.; Hill, L.M. & Wheeler, J. (2005). Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. **Integrative and Comparative Biology** **45**: 751-758.

Wyse, S. V. & Dickie, J. B. (2017). Taxonomic affinity, habitat and seed mass strongly predict seed desiccation response: a boosted regression trees analysis based on 17 539 species. **Annals of Botany** **121**(1), 71–83.

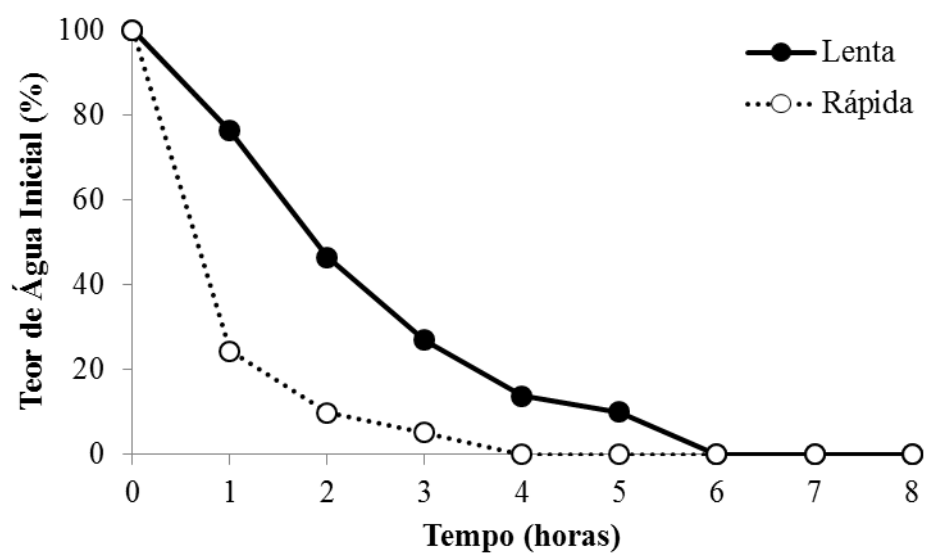


Figura 1. Curvas de dessecação rápida (sílica) e lenta (estufa) das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).

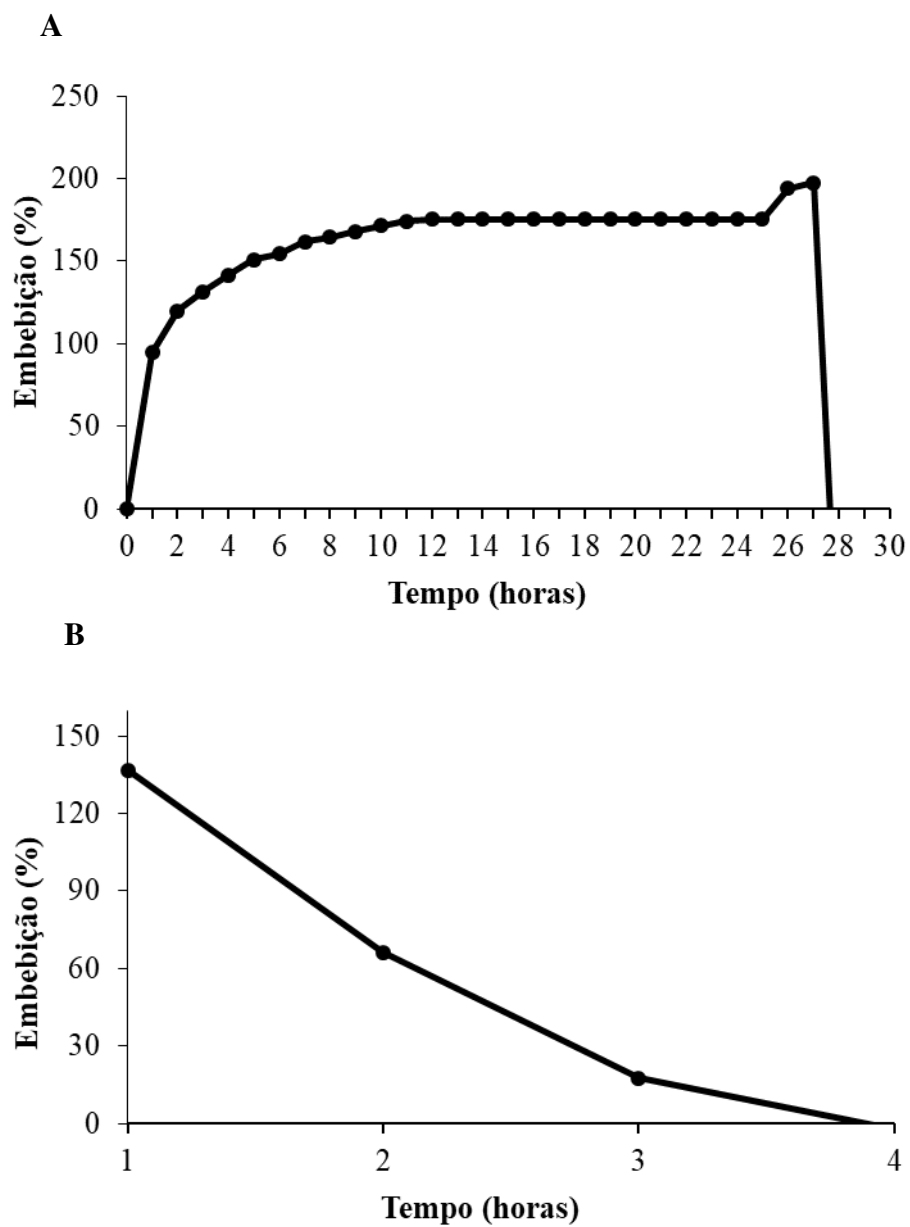


Figura 2. Curva de embebição (A) e de desidratação (B) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae).

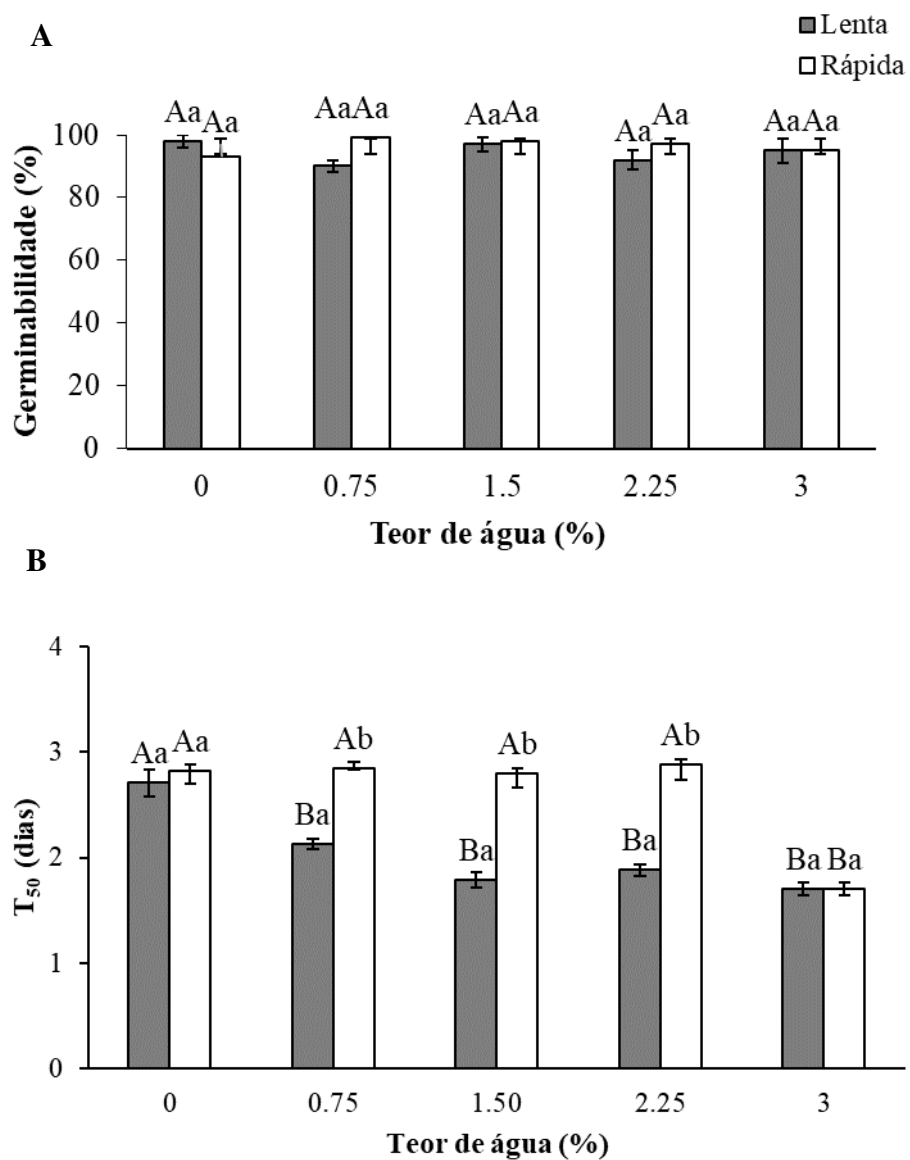


Figura 3. Germinabilidade (G – %) e T_{50} (dias) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a 0, 0.75, 1.50, 2.25 e 3% do teor de água na dessecação rápida e lenta.

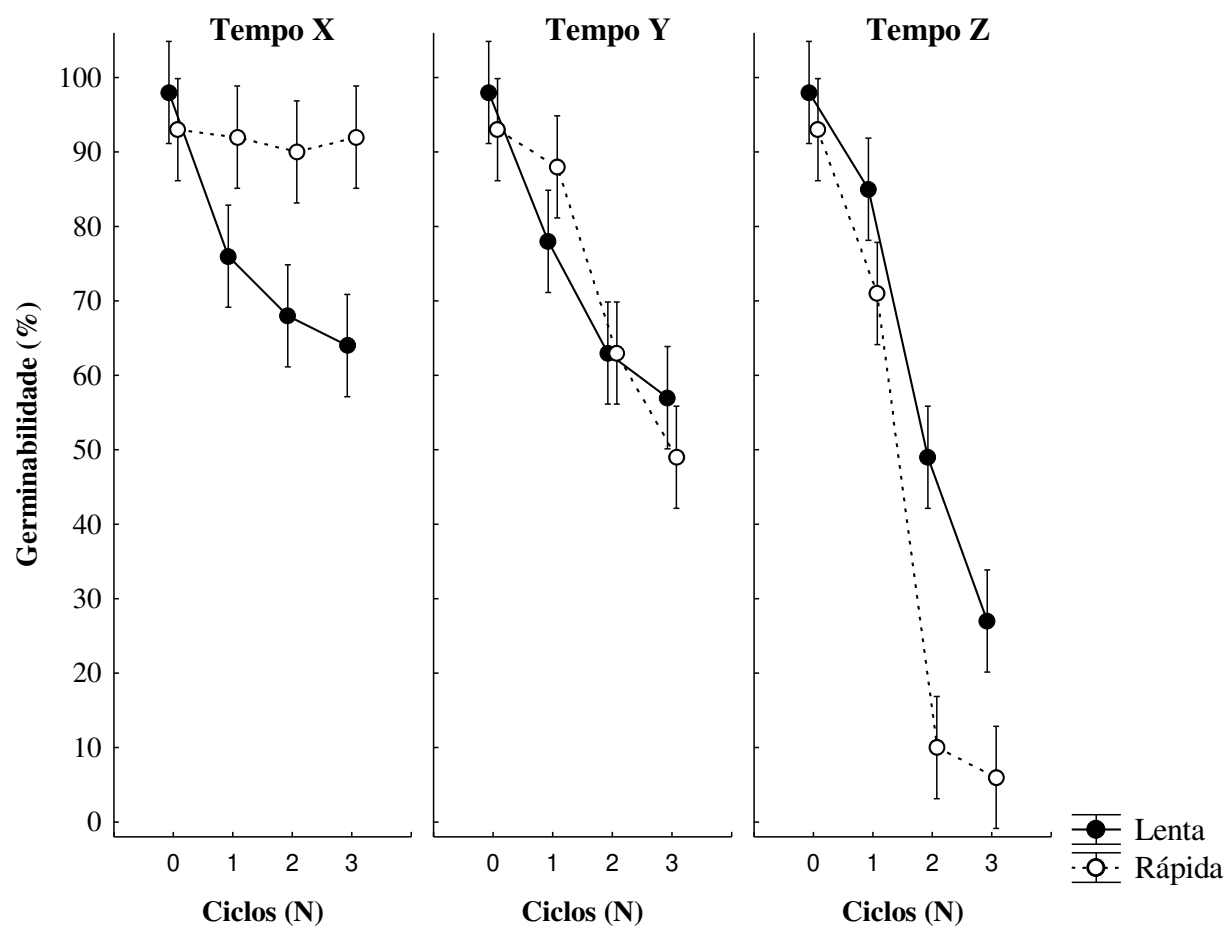


Figura 4. Germinabilidade (%) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

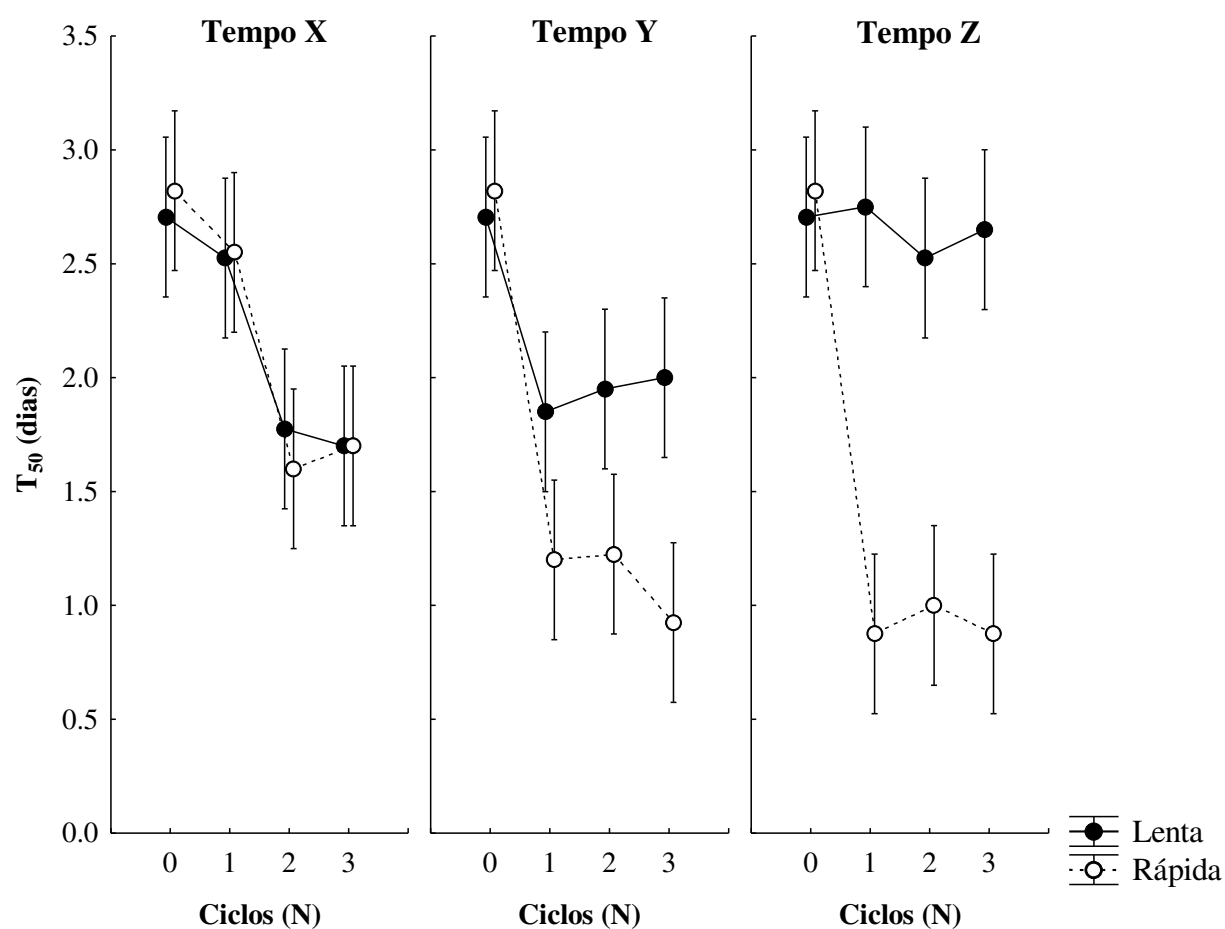


Figura 5. T_{50} (dias) de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

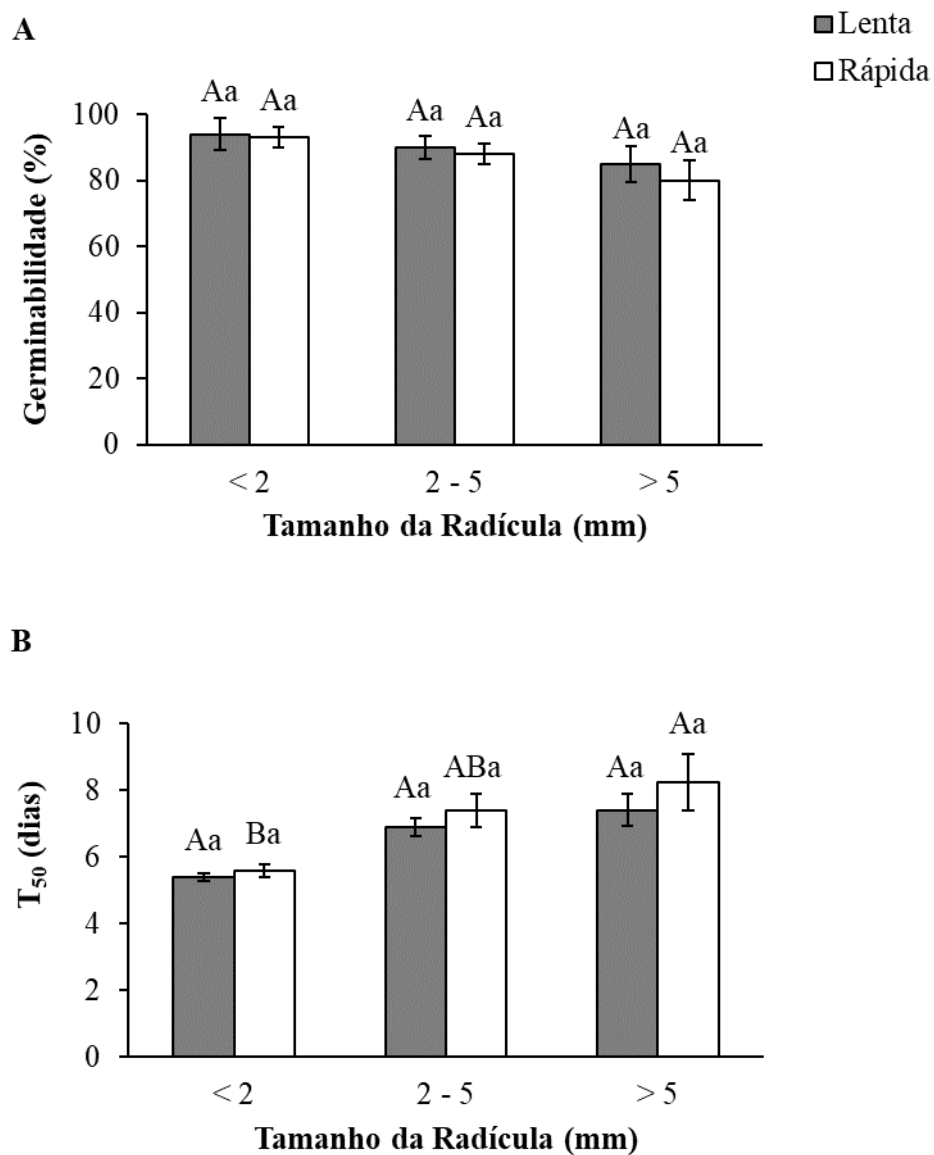


Figura 6. (A) Germinabilidade (%) e (B) T_{50} (dias) das plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radícula e submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

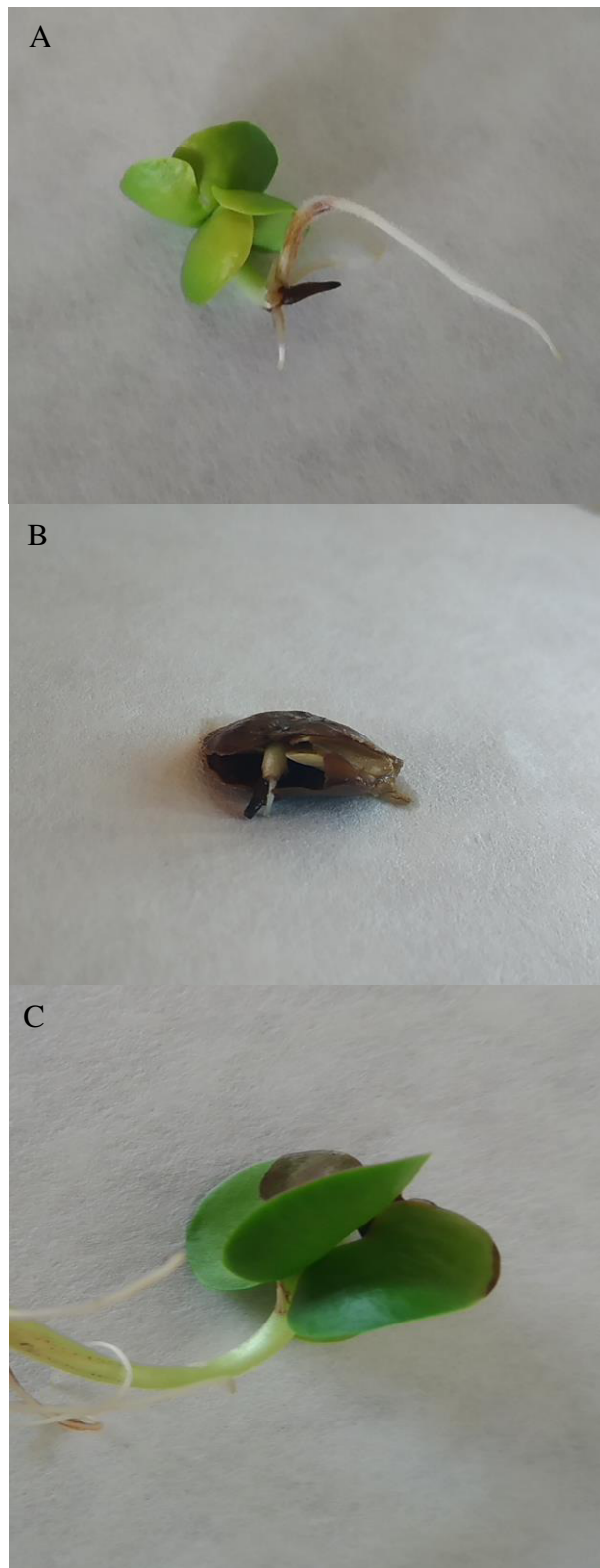


Figura 7. Retomada do crescimento (A) crescimento de raízes adventícias; (B) formação de nova radícula, (C) emissão do cotilédone das plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radículas submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

Tabela 1. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação e do teor de água (%) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à dessecação lenta e rápida.

Fator (G – %)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	2,24	1	0,1450
Teor de Água	0,69	4	0,6019
Tipo de Dessecação*Teor de Água	3,13	4	0,0287
Fator (T₅₀ – dias)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	51,13	1	< 0,0001
Teor de Água	19,37	4	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Teor de Água	7,34	4	0,0003
Fator (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,04	1	0,3198
Teor de Água	10,66	4	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Teor de Água	1,90	4	0,1489
Fator (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	0,20	1	0,2025
Teor de Água	0,59	4	0,5877
Tipo de Dessecação*Teor de Água	0,17	4	0,1666

Tabela 2. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação, do tempo de hidratação e do número de ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) lenta e rápida.

Fator (G – %)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,55	1	0,2170
Tempo de Hidratação	148,26	2	< 0,0001
Ciclos de HD	233,31	3	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação	51,83	2	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Ciclos de HD	2,57	3	0,0606
Tempo de Hidratação*Ciclo de HD	40,90	6	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação*Ciclos de HD	8,76	6	< 0,0001
Fator (T₅₀ – dias)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	74,32	1	< 0,0001
Tempo de Hidratação	7,41	2	0,0012
Ciclos de HD	52,69	3	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação	25,58	2	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Ciclos de HD	11,83	3	< 0,0001
Tempo de Hidratação*Ciclo de HD	4,11	6	0,0013
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação*Ciclos de HD	3,27	6	0,0068

Tabela 2. Continuação.

Fator (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,92	1	0,1724
Tempo de Hidratação	7,79	2	0,0011
Ciclos de HD	10,30	3	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação	2,42	2	0,0998
Tipo de Dessecação*Ciclos de HD	7,28	3	0,0004
Tempo de Hidratação*Ciclo de HD	1,68	6	0,1471
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação*Ciclos de HD	0,82	6	0,5574
Fator (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,98	1	0,1662
Tempo de Hidratação	3,27	2	0,0466
Ciclos de HD	10,63	3	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação	4,73	2	0,0133
Tipo de Dessecação*Ciclos de HD	0,51	3	0,6737
Tempo de Hidratação*Ciclo de HD	2,94	6	0,0158
Tipo de Dessecação*Tempo de Hidratação*Ciclos de HD	5,35	6	0,0002

Tabela 3. Resultados estatísticos da ANOVA Fatorial sobre a influência do tipo de dessecação e do tamanho da radícula (mm) na germinabilidade (G – %), T₅₀ (dias), conteúdo de açúcares redutores (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$) e de proteínas totais (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões das sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) lenta e rápida.

Fator (G%)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	0,54	1	0,4734
Tamanho da Radícula	3,07	2	0,0710
Tipo de Dessecação*Tamanho da Radícula	0,11	2	0,8974
Fator (T₅₀ – dias)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,70	1	0,2080
Tamanho da Radícula	12,96	2	0,0003
Tipo de Dessecação*Tamanho da Radícula	0,22	2	0,8009
Fator (AR – $\mu\text{mol.g}^{-1}$)	F	gl	P
Tipo de Dessecação	5,21	1	0,0363
Tamanho da Radícula	22,34	3	< 0,0001
Tipo de Dessecação*Tamanho da Radícula	0,89	3	0,4654
Fator (PT – $\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$)	F	gl	p
Tipo de Dessecação	1,33	1	0,2660
Tamanho da Radícula	1,08	3	0,3861
Tipo de Dessecação*Tamanho da Radícula	0,27	3	0,8479

Tabela 4. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) dos embriões de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas a 0, 0.75, 1.50, 2.25 e 3% do teor de água na dessecação rápida e lenta.

Açúcares Redutores ($\mu\text{mol/g}$)		
Teor de Água (%)	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
0	47,70 \pm 7,33 Aa	44,61 \pm 10,48 Aa
0.75	26,49 \pm 9,40 Ba	24,26 \pm 5,86 Ba
1.50	34,46 \pm 6,78 Ba	21,66 \pm 6,75 Ba
2.25	36,57 \pm 5,86 Ba	32,85 \pm 9,30 Ba
3	22,10 \pm 8,83 Ba	22,10 \pm 8,83 Ba
Proteínas Totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$)		
Teor de Água (%)	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
0	4,01 \pm 0,70 Aa	3,85 \pm 2,70 Aa
0.75	2,26 \pm 1,13 Aa	3,65 \pm 1,72 Aa
1.50	3,58 \pm 1,98 Aa	3,07 \pm 1,03 Aa
2.25	3,14 \pm 1,86 Aa	3,05 \pm 1,32 Aa
3	2,42 \pm 0,86 Aa	2,42 \pm 0,86 Aa

Tabela 5. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nos embriões de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) submetidas à hidratação descontínua (0, 1, 2, 3 ciclos de hidratação e desidratação) em diferentes tempos de hidratação (tempos X, Y e Z) e, posteriormente, à dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

Açúcares Redutores ($\mu\text{mol/gMF}$)		
	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
Controle	22,10 \pm 8,83 Aa	22,10 \pm 8,83 Aa
Tempo X		
1 Ciclo	25,81 \pm 1,17 Aa	37,07 \pm 3,45 Ab
2 Ciclos	25,37 \pm 8,32 Aa	37,32 \pm 5,06 Ab
3 Ciclos	31,89 \pm 5,21 Ba	10,26 \pm 1,83 Bb
Tempo Y		
1 Ciclo	28,05 \pm 7,70 Aa	23,90 \pm 13,08 Aa
2 Ciclos	20,24 \pm 6,48 Aa	14,44 \pm 3,23 Aa
3 Ciclos	26,09 \pm 5,86 Aa	2,70 \pm 0,82 Cb
Tempo Z		
1 Ciclo	20,73 \pm 4,10 Aa	28,99 \pm 7,37 Aa
2 Ciclos	19,76 \pm 3,52 Aa	23,08 \pm 4,13 Aa
3 Ciclos	20,56 \pm 2,93 Ca	1,59 \pm 0,14 Cb

Tabela 5. Continuação.

Proteínas Totais (mg.g⁻¹MF)		
	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
Controle	2,42 ± 0,86 Aa	2,42 ± 0,86 Aa
Tempo X		
1 Ciclo	2,77 ± 0,77 Aa	5,41 ± 2,56 Ab
2 Ciclos	3,30 ± 0,96 Aa	6,60 ± 1,93 Ab
3 Ciclos	2,45 ± 0,73 Aa	1,54 ± 0,86 Ba
Tempo Y		
1 Ciclo	3,97 ± 1,76 Aa	1,04 ± 0,34 Bb
2 Ciclos	4,02 ± 2,85 Aa	3,28 ± 1,29 Aa
3 Ciclos	3,02 ± 1,25 Aa	4,21 ± 1,36 Aa
Tempo Z		
1 Ciclo	3,55 ± 1,17 Aa	6,21 ± 0,73 Ab
2 Ciclos	5,55 ± 1,82 Ba	4,54 ± 0,16 Aa
3 Ciclos	3,04 ± 1,63 Aa	3,26 ± 0,16 Aa

Tabela 6. Quantidade de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) e de proteínas totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$) nas plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae) com diferentes tamanhos de radícula e submetidas a dessecação total (0% do teor de água inicial) rápida e lenta.

Açúcares Redutores ($\mu\text{mol/g}$)		
Tamanho da Radícula	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
0 – 2 mm	2,32 \pm 0,33 Aa	6,41 \pm 0,26 Ab
2 – 5 mm	1,35 \pm 0,45 Aa	8,43 \pm 0,78 Ab
> 5 mm	1,55 \pm 0,45 Aa	6,88 \pm 2,28 Ab
Proteínas Totais ($\text{mg.g}^{-1}\text{MF}$)		
Teor de Água (%)	Tipo de Dessecação	
	Lenta	Rápida
0 – 2 mm	1,26 \pm 0,83 Aa	1,69 \pm 0,70 Aa
2 – 5 mm	2,00 \pm 0,35 Aa	2,70 \pm 0,83 Aa
> 5 mm	0,74 \pm 0,21 Aa	2,05 \pm 0,47 Aa